SHOUT
SHARE
IT

590.5435

891
h.m

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtzigster Band

Mit 32 Tafeln und 64 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1906

SMITHSONIAN
LIBRARY

590.543
.Z47

Inhalt des achtzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 26. September 1905.

Seite

V. Widakowich, Über Bau und Funktion des Nidamentalorgans von *Scyllium canicula*. (Mit Taf. I u. II.) 1

August Reichensperger, Zur Anatomie von *Pentacrinus decorus* Wy. Th. (Mit Taf. III—V u. einer Fig. im Text.) 22

Otto Grosser, Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere. (Mit 8 Fig. im Text.) 56

O. C. Glaser, Über den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* (var. *distans*) und deren larvale Excretionsorgane. (Mit Taf. VI—IX u. 5 Fig. im Text.) 80

William S. Marshall and Paul H. Dernehl, Contributions toward the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes* (Hymenopteron). I. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells. (With Plates X and XI.) 122

Zweites Heft.

Ausgegeben den 3. November 1905.

Josef Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. II. Teil. (Mit Taf. XII—XIV.) 155

Albert Basse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden. (Mit Taf. XV, XVI u. einer Fig. im Text.) 259

Stan. Hlava, Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. Über die Anatomie von *Conochiloides natans* (Seligo). (Mit Taf. XVII u. XVIII.) . . . 282

Drittes Heft.

Ausgegeben den 2. Januar 1906.

Seite

D. Tretjakoff, Die vordere Augenhälfte des Frosches. (Mit Taf. XIX bis XXI u. 19 Fig. im Text.) 327

H. Otto und C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*. (Mit Taf. XXII—XXVII u. 29 Fig. im Text.) . 411

Viertes Heft.

Ausgegeben den 30. Januar 1906.

Embr. Strand, Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. I—III. (Mit Taf. XXVIII.) 515

J. Wilhelmi, Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Mit Taf. XXIX u. XXX.) 544

C. Hennings, Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. II. (Mit Taf. XXXI, XXXII u. einer Fig. im Text.) 576

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

Smithsonian Institution
OCT 17 190
195336
National Museum

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtzigster Band

Erstes Heft

Mit 11 Tafeln und 14 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 26. September 1905

Inhalt

Seite
Widakowich, V., Über Bau und Funktion des Nidamentalorgans von *Scyllium canicula.* (Mit Taf. I u. II.) 1
Reichensperger, August, Zur Anatomie von *Pentacrinus decorus* Wy. Th. (Mit Taf. III—V u. einer Fig. im Text.) 22
Grosser, Otto, Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere. (Mit 8 Fig. im Text.) 56
Glaser, O. C., Über den Kannibalismus bei *Fasciolaria tulipa* (var. *distans*) und deren larvale Excretionsorgane. (Mit Taf. VI—IX u. 5 Fig. im Text.) 80
Marshall, William S., and **Dernehl**, Paul H., Contributions toward the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes* (Hymenopteron). I. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells. (With Plates X and XI.) 122

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann. **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Betrachtungen
über die
Farbenpracht der Insekten
von
Brunner von Wattenwyl.
Mit 9 Tafeln in Buntdruck.
Mit Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus dem Legate Wedl.

Dasselbe auch mit englischem Text.

Fol. In Mappe *M* 36.—.

Über Bau und Funktion des Nidamentalorgans von Scyllium canicula.

Von

cand. med. **V. Widakowich,**

Assistent am embryologischen Institut der Universität Wien.

Mit Tafel I und II.

Die großen Drüsen in den Eileitern der Haie, die, wie man heute weiß, die Eier mit Eiweiß und Schale versehen, waren schon dem Aristoteles bekannt, der sie bei den Rajiden Brüste nannte. Sie sind unter dem Namen der »Brüste des Aristoteles« in der älteren Literatur erwähnt und wurden in der neueren unter dem Namen Nidamental-, Eileiter-, oder Schalendrüsen mehr oder minder genau beschrieben. Ausführlichere Mitteilungen über ihren Bau und ihre Funktion hat meines Wissens niemand gemacht. Da es nicht geeignet erscheint, einander widersprechende oder irrige Angaben über ein wenig gekanntes Organ im vorhinein zu bringen, wird Besprechung und Kritik der wenigen früheren Arbeiten an das Ende dieser Mitteilung verlegt, in der ich dem Leser ein annähernd richtiges Bild von dem Bau und der Funktion des Nidamentalorgans zu geben hoffe.

Durch die Güte des Herrn Professor Cori in Triest gelangte ich im vorigen Jahr in den Besitz einer größeren Anzahl weiblicher Exemplare von *Scyllium canicula.* Ich erlaube mir an dieser Stelle Herrn Professor Cori hierfür zu danken. Meinem Chef, Herrn Professor Hans Rabl, danke ich wärmstens für den Aufwand an Zeit und Mühe bei der Durchsicht meiner Arbeit.

Alles im folgenden Mitgeteilte bezieht sich auf *Scyllium canicula,* da mir allein von dieser Species auch Nidamentalorgane zur Verfügung standen, die in voller Funktion waren.

Trotz der Untersuchung zahlreicher weiblicher Squaliden war es mir nie gelungen, in voller Funktion begriffene Nidamentalorgane anzutreffen. Unter den etwa 40 Stück weiblicher Scyllien, die ich von Herrn Professor Cori erhielt, waren drei, die in ihren Eileitern zwei noch nicht vollkommen mit Schale bedeckte Eier bargen.

Die mikroskopische Untersuchung der Drüsen dieser letzteren Tiere und einiger in ruhendem Zustande befindlicher Drüsen, gaben mir ein Bild von dem Bau und der Funktion der einzelnen Drüsenabschnitte und eine Erklärung der Struktur der Eischalen, welche mit der von Perravex gegebenen einigermaßen übereinstimmt.

Die anatomischen Verhältnisse der Eileiter und ihrer Anhänge sind in Kürze folgende. Hebt man einem, von der Bauchseite eröffneten, ausgewachsenen, weiblichen *Scyllium* den rechten und linken Leberlappen ab, so gelangt man zur Ansicht der Nidamentalorgane und des Ovarium. Beide Leberlappen zeigen einen deutlichen, dem eiförmigen Organ entsprechenden Eindruck, der bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Individuen, bei denen das Organ nur als kleine Anschwellung des Oviducts erscheint, nur angedeutet ist. Nach Entfernung von Leber, Darm und Ovarium hat man einen Überblick über Eileiter, Drüsen und Uteri. Bekanntlich gehört *Scyllium canicula* zu jenen Haien, bei denen nur ein Ovarium vorhanden ist, da sich beide ursprünglich getrennt angelegten Ovarien im Laufe der Entwicklung zu einer unpaaren Bildung vereinigen. Die Anfangsstücke der Eileiter, die in ein unpaares Ostium auslaufen, sind ungefähr 15 mm lang, dann folgt die 2—2 $1/2$ cm lange, eiförmige Auftreibung des zwischen die Wände des Oviducts eingeschobenen Nidamentalorgans. Das Nidamentalorgan — so will ich die kompliziert gebaute Eileiterdrüse fortan nennen — ist nicht, entgegen den früheren Behauptungen, in den Oviduct eingeschoben. Es liegt vielmehr zwischen dem äußeren und inneren Muskelblatt desselben, wobei das innere so modifiziert erscheint, daß es ein Bestandteil des Nidamentalorgans wird. Das äußere Muskelblatt hebt sich vom cranialen Pol des Nidamentalorgans ab, überzieht dieses, wie sich mit geeigneten Färbemethoden leicht zeigen läßt, und tritt an seinem hinteren Ende wieder in den caudalen Teil des Oviducts ein. Die Muskulatur des inneren Blattes läßt sich bis zu einer, gleich zu erwähnenden, quergestreiften Zone im Innern des Organs verfolgen. Unterhalb dieser Zone ist sie wieder nachzuweisen, am caudalen Pole des Nidamentalorgans vereinigt sie sich mit dem äußeren Muskelblatt. Vom caudalen Pol setzt sich der Eileiter in seiner ursprünglichen Dicke noch 3—4 cm weit fort, ehe er in den sogenannten Uterus einmündet, der etwa sechsmal so dick wie der Eileiter, drehrund mit vier bis sechs zirkulären Einschnürungen versehen ist und sich nach kurzem Verlauf mit dem Uterus der andern Seite vereinigt. Die Mündung der beiden Uteri in die Cloake ist gesondert. Die cranialen Teile der Eileiter und die vielfach gefaltete Membran der Tube sind am Diaphragma und an der dorsalen Wand der Leibeshöhle durch ein Gekröse fixiert, der das Nidamentalorgan tragende Teil, der caudale Teil der Eileiter, sowie der Uterus durch ein Gekröse an der dorsalen Wand der Leibeshöhle, welches aus zwei Blättern besteht und alle Teile des Eileiters überzieht.

Das Nidamentalorgan (vgl. Fig. 1) zeigt sich bereits bei makroskopischer Betrachtung aus zwei verschieden gefärbten Teilen zusammengesetzt, einem weißen und einem leicht rötlich gefärbten. Ersterer hat annähernd den Kontur eines Kreises, bildet den cranialen Pol des Organs und setzt sich überall scharf gegen den andern Teil ab, etwa $^1/_5$ der ganzen Oberfläche bildend. Der rötliche Teil besteht aus zwei, den Keimblättern einer Eichel ähnlichen Teilen, die medial und lateral an der Grenze des weißen Teils durch Brücken verbunden sind. Zwischen die getrennten Teile schiebt sich der gabelig geteilte Eileiter, zwei leicht vorspringende Leisten oder Falten bildend, ein. Auf Fig. 1 sieht man die eine Brücke (*Br*), unter ihr den entsprechenden Wulst der einen Eileiterfalte (*SF*). Zerschneidet man eine solche Falte und durchtrennt man die entsprechende Brücke und den weißen Teil des Nidamentalorgans, so kann man dasselbe aufklappen. Der weiße Teil zeigt beim Einschneiden eine zur Längsachse des Organs annähernd parallele Streifung, die einer großen Zahl feiner Kanälchen entspricht, die sich ähnlich den Hodenkanälchen leicht isolieren lassen. Unterhalb dieses Teils liegt eine etwa 2 mm breite, quergestreifte Zone.

Die makroskopisch wahrnehmbare Querstreifung dieser Zone entspricht einer größeren Zahl quergestellter, schmaler Erhebungen. Mikroskopisch kann man ohne weiteres drei Typen dieser Erhebungen unterscheiden: 1) Niedrige craniale — »craniale Querleisten«; 2) hohe, zarte — »Lamellen«; 3) niedrige, caudale — »caudale Querleisten«. Wegen ihrer zum Teil wichtigen Funktion bei der Schalenbildung und der in ihrem Bereich gelegenen Ausführungsgänge verschiedener Drüsen des Organs erfordern diese Gebilde eine spezielle Bezeichnung. Der rötliche Teil des Nidamentalorgans läßt beim Einschneiden gleichfalls einen Aufbau aus parallelen Röhrchen erkennen. Fig. 2 gibt ein Bild dieser Verhältnisse. Der Schnitt ist normal auf die Verbindungslinie der sich zwischen die beiden Hälften des rötlichen Teils einschiebenden Falten gelegt, geht also durch die quergestreifte Zone jeder Hälfte. Man sieht oben den cranialen, unten den caudalen Oviduct. Der heller gehaltene Teil stellt den weißen, der dunklere den rötlichen Teil dar. In das Lumen ragen von oben nach unten craniale Querleisten, Lamellen und caudale Querleisten vor.

An der Muskelhaut des cranialen Eileiters kann man eine innere Längslage und eine äußere circuläre Lage unterscheiden. Zwischen beiden liegt ein System von Cavernen, das ich als »oberes Cavernensystem« bezeichne (Fig. 2 *o.c.S*), von dessen Bedeutung weiter unten die Rede sein wird. Die Cavernen sind von Endothelzellen ausgekleidet, deren Kerne weit in das Lumen vorspringen. Das Cavernensystem nimmt im Verlaufe des Eileiters an Ausdehnung zu, um am cranialen Pole des Nidamentalorgans seine größte Mächtigkeit zu erreichen. Beide Muskelschichten sind von reichlichen Bindegewebszügen durchsetzt. Der inneren Schicht liegt die bindegewebige Schleimhaut an, die in das Lumen eine Anzahl radiärer, längsverlaufender Falten schiebt, die sich gabelig teilen. Diese Falten sind mit einem zarten, einschichtigen Flimmerepithel bedeckt. Fig. 3 ist das Bild eines Schnittes, der etwa $^1/_2$ cm über dem cranialen Pol des Nidamentalorgans durch den cranialen Oviduct geführt ist. Man sieht die circulär und die längsverlaufenden Züge glatter Muskulatur, das cavernöse System und die in das Lumen ragenden Falten. Sehr bemerkenswert ist das Epithel des Peritonealüberzugs des Oviducts. Dasselbe besteht nicht, wie dies bei einem echten Epithel der Fall ist, aus einer Zellschicht, welche sich gegen das darunterliegende Bindegewebe glattrandig begrenzt, sondern setzt sich aus Zellen zusammen, die langgezogene, faserige Fortsätze in die Tiefe entsenden. Das Epithel besitzt hier einen Charakter, welchen NICOLAS (9) vom Endothel auf dem Darme von *Salamandra* beschrieben hat[1]. In Fig. 4 ist dieses Epithel abgebildet. Die Ausläufer der Zellleiber verlieren sich im Bindegewebe, das durch eine dunkel schattierte

---

[1] Sur des coupes bien orientées et convenablement colorées d'intestin de salamandre adulte on peut facilement constater que les élements endothéliaux émettent par leur face profonde une grande quantité de prolongements fibrillaires ou lamelleux qui s'enfoncent perpendiculairement dans les interstices des faisceaux de fibres lisses de la couche musculaire superficielle. Ces prolongements se ramifient, s'anastomosent entre eux et se continuent également avec les travées du réticulum conjonctiv qui serpente dans les interstices des fibres lisses. Comptes Rendus Soc. biol. 1895. p. 196.

Zone wiedergegeben ist. Auf dem Präparat ist die seitliche Begrenzung der durch die heller gehaltene Zone gehenden Plasmafortsätze vielleicht weniger scharf wie auf der Zeichnung. Es scheint, daß die Plasmafortsätze durch eine über dem kompakten Bindegewebe lagernde, an Gewebsflüssigkeit reiche Zone gehen, die sich bei der Fixierung retrahiert.

Das Nidamentalorgan besteht aus viererlei Drüsen und aus der modifizierten inneren Schicht des Oviducts. Die Drüsen sind: Der craniale, von außen sichtbare weiße Abschnitt des Nidamentalorgans, der vermutlich das Eiweiß des Eies liefert — Eiweißdrüse — der rötliche Teil, der die Schale und ihre Schnüre liefert — Schalendrüse —, drittens eine zwischen beiden liegende Drüse, die sich tinctoriell als Schleimdrüse charakterisiert — große, tubulöse Schleimdrüse — und viertens eine größere Anzahl gleich gebauter, Schleim produzierender Drüsen, die in der Wand des innerhalb des Nidamentalorgans verlaufenden Teils des Oviducts liegen und sich von den caudalen Querleisten bis über den caudalen Pol des Organs hinaus erstrecken. Fig. 2 zeigt die Lage der großen tubulösen Schleimdrüse zwischen Eiweiß- und Schalendrüse. In der Region *SDD* liegen die vielen kleinen Schleimdrüsen des Oviducts.

Die Eiweißdrüse setzt sich aus einer großen Zahl paralleler, etwa 65 μ breiter Röhrchen zusammen, die an der Peripherie blind beginnen, und gegen die Mündung hin sich zum Teil untereinander verbinden. Anfangs laufen sie in cranio-caudaler Richtung, im letzten Drittel ihres Verlaufs sind sie gewunden und biegen schließlich insgesamt medial ein, um im Bereich der cranialen Querleisten zu münden. Im Querschnitt lassen diese Kanälchen, deren Lumen 10 bis 14 μ beträgt, deutlich zweierlei Drüsenelemente erkennen, secernierende Zellen und Flimmerzellen. Die Kerne der ersteren stehen an der Peripherie des mit einer Membrana propria umkleideten Tubulus ziemlich eng aneinander, 20—25 in einem Querschnitt. Sie sind unregelmäßig konturiert, haben im größten Durchmesser eine Breite von etwa 6 μ, tingieren sich lebhaft mit Kernfarben und lassen ein Kernkörperchen erkennen. Die Zellen sind bei Tieren mit reifen Ovarialeiern mit einer großen Zahl homogener, durchscheinender Tröpfchen, anscheinend Eiweißtröpfchen, erfüllt. Diese sind von verschiedener Größe, die größten erreichen 3,5 μ im Durchmesser und darüber. Sie sind in Nidamentalorganen, in denen die Eier bereits mit einer Eiweißhülle umgeben sind, nicht mehr nachweisbar. Die Flimmerzellen sind auf jedem Querschnitt in der Zahl von fünf bis sieben sichtbar. Ihre Kerne sind längsoval, bis 12 μ lang, mit vielen Granulis gefüllt und enthalten weniger Chromatin wie die Kerne der Drüsenzellen. Das Protoplasma der Flimmerzellen ist oft nicht sichtbar, da es von den secretgefüllten Drüsenzellen zusammengedrückt ist. Jede Zelle trägt eine große Zahl sehr feiner Geißeln, die in manchen Röhrchen bis in die Mitte des Lumens reichen, in andern aber noch bedeutend länger sind als der Radius derselben, und mit ihren Nachbarn einen das Lumen oft ganz ausfüllenden Wirbel bilden. An manchen Querschnitten sieht man, daß zwischen den Flimmerhaaren zweier benachbarter Flimmerzellen ein freier Zwischenraum ist, durch den zur Zeit der Funktion die Eiweißkügelchen in das Lumen austreten dürften. Fig. 5 stellt einen Querschnitt durch ein Kanälchen der Eiweißdrüse dar. Man sieht die Membrana propria, die ihr anliegenden Drüsenzellkerne und deren von Eiweißbläschen erfülltes Protoplasma. Die in das Lumen ragenden Flimmerhaare gehören teils diesen, teils unter oder über ihnen liegenden Flimmerzellen an. Die Ausführungsgänge der Eiweißdrüse liegen zwischen den cranialen Querleisten, deren es auf jeder Seite zehn bis zwölf gibt. In ihren trichterförmigen Mündungsteilen sind noch secernierende Zellen vorhanden, die an der Peripherie allmählich den Flimmer- und Becherzellen der Querleisten Platz machen. Fig. 6 zeigt die Mündung eines Tubulus der Eiweißdrüse im obersten Teil der cranialen Querleisten. Diese zeigen in der überwiegenden Mehrzahl im Durchschnitt eine quadratische Form. Die cranialsten, zwei oder drei von ihnen, zeigen unregelmäßige Formen. Man sieht ferner in Fig. 6, wie die langen zarten Flimmerhaare der Tubuli der Eiweißdrüse den kürzeren, derberen des Oviducts weichen.

Die Schalendrüse bildet fast den ganzen übrigen Teil des Nidamentalorgans. Die Röhrchen, die sie zusammensetzen, sind von größerem Durchmesser wie die Röhrchen der Eiweißdrüse. Er variiert zwischen 85 und 95 μ. Alle Röhrchen verlaufen von der Peripherie, wo sie blind beginnen, gegen die Lamellenzone. Zwei Pakete von Röhrchen verlaufen parallel der Längsachse des Oviducts, ein drittes normal auf diese. Der Bau dieser Kanälchen zeigt große Ähnlichkeit mit dem der eben beschriebenen Kanälchen der Eiweißdrüse. Auch hier gibt es Drüsenzellen und Flimmerzellen. Doch kommen mehr Drüsenzellen auf einen Querschnitt als in der Eiweißdrüse. Die Kerne der Drüsenzellen stehen auch hier peripher, tingieren sich gut, sind aber kreisrund und messen 8—9 μ im Durchmesser. Der Zellkörper aller untersuchten Drüsen geschlechtsreifer Tiere, sowohl solcher, die Eier im Oviduct bargen, wie auch solcher, die keine Eier hatten, enthält eine große Menge kleiner, kugelrunder, stark acidophiler Körnchen. Leydig hatte dieselben für Fett gehalten. Sie sind es allein, welche die auffällige, zuerst von Bruch hervorgehobene Verschiedenheit der Färbbarkeit der beiden großen Teile des Nidamentalorgans bedingen. Da sich diese Körnchen in allen Schalendrüsen finden, gleichgültig ob ein Ei im Oviduct ist oder nicht, scheint es, daß es sich hier um ein von langer Hand vorbereitetes Secret handelt, das nie ganz aufgebraucht wird. Nur bei Tieren mit ganz unentwickelten Geschlechtsorganen ist von diesen Körnchen keine Spur zu finden. Die Kerne der Flimmerzellen in den Tubuli der Schalendrüse unterscheiden sich bloß durch ihre Größe von denen in den Tubuli der Eiweißdrüse, entsprechend den übrigen Massen, die in der Schalendrüse bei sonst sehr ähnlichem Baue größer sind als in der Eiweißdrüse; sie sind im Durchschnitt um 2 μ länger als jene. Fig. 7 gibt das Bild eines Querschnittes durch einen Tubulus der Schalendrüse. Die große Ähnlichkeit des Baues mit dem der Eiweißdrüse fällt gleich auf. Nur sind hier scharf begrenzte Körnchen, während dort Eiweißtröpfchen waren. Das Protoplasma der Flimmerzellen dieses von einer nicht funktionierenden Drüse stammenden Präparates zeigt keine Spur von Kompression. Bezügzüglich der Flimmerhaare gilt das bei Fig. 6 Bemerkte. Die Ausführungsgänge dieser Drüse liegen zum größten Teil in der Lamellenzone, zum Teil aber noch in einer ringförmigen Erhebung *rE*, Fig. 2, auf der die caudalen Querleisten sitzen.

Es ist hier am Platze über Querleisten und Lamellen des ruhenden Nidamentalorgans zu berichten. Die cranialen Querleisten sind ungefähr 160 μ hoch, annähernd ebenso breit, im Durchschnitt fast quadratisch. Ihr Stroma ist bindegewebig, glatte Muskulatur läßt sich in ihnen im Gegensatz zu den gleich zu besprechenden Lamellen nicht nachweisen. Zwischen je zwei dieser Querleisten liegt, wie bereits erwähnt, ein Ausführungsgang der Eiweißdrüse. Die Lamellen, die bei ihrem verhältnismäßig weitem Vorragen in das Lumen des Oviducts schon bei makroskopischer Betrachtung auffallen, erscheinen auf Längsschnitten als schmale, lange Zungen, die mehrfach leicht S-förmig gewunden in das Lumen des Oviducts vorragen, voneinander durch Zwischenräume getrennt, die ungefähr ihrer Breite gleich sind. Sie sind fast 1 mm hoch, sehr schmal an ihrer Basis, wo die sie bedeckenden Flimmerepithelien von einer nur wenige Mikren breiten Bindegewebsschicht getrennt erscheinen.

Lumenwärts erreichen sie bald eine Breite von etwa 50 μ, die sie an den Stellen, wo sie von Gefäßen durchzogen sind, etwas überschreiten. Jede dieser etwa 30 Lamellen, welche von je zwei etwa 80 μ hohen, ebenfalls mit Flimmerepithel bedeckten Zöttchen flankiert ist, sitzt auf einer eigentümlichen Basis. Auf die Natur dieser Basis muß näher eingegangen werden, da sie ebenfalls bei der Schalenbildung von Bedeutung ist. Das Lumen des Eileiters ist im Bereich der Lamellen von einem starken Rohr aus Bindegewebe ausgekleidet, das direkt der Schalendrüse aufliegt. Dieses wird von den reihenweise zwischen den Lamellen ausmündenden Tubulis derselben durchbrochen. Da nun diese Tubuli an der äußeren Fläche des von ihnen durchbrochenen, bindegewebigen Rohres münden, und das die Lamellen und Zöttchen bedeckende Flimmerepithel in die Lücken hinabsteigt, sieht man auf Querschnitten jede Lamelle auf einer Art erhabenen Bindegewebssockel, der Basis, stehen. Während die Lamellen ununterbrochen durch den ganzen, fast 1 cm langen queren Durchmesser jeder Hälfte des Nidamentalorgans ziehen, sind die ihnen parallel verlaufenden Zöttchen vielfach unterbrochen. Doch liegen die Ausführungsgänge der Schalendrüse regelmäßig zwischen zwei Zöttchen verschiedener Basis. Die bereits erwähnte glatte Muskulatur der Lamellen dürfte von der Quermuskelschicht des Oviducts abzuleiten sein, die Gefäße treten an den lateralen Enden ein. Zwischen den ersten, den cranialsten Lamellen münden mehrere, auf Fig. 2 *cr.Sch.T* zu sehende Tubuli der Schalendrüse, welche die große tubulöse Schleimdrüse begleiten. In ihrem Bau stimmen sie mit den andern Tubulis der Schalendrüse überein, doch erscheint der körnige Inhalt ihrer Zellen bei Dreifachfärbung nach v. Apáthy regelmäßig strohgelb, während die Farbe der andern Tubuli eine orangerote ist. Von ihrer mutmaßlichen Funktion wird später die Rede sein. Die caudale Querleistenzone besteht aus ungefähr 30 etwa 140 μ hohen und 30 μ breiten, im Querschnitt rechteckigen Leisten, deren Stroma bindegewebig ist. Ihre Oberfläche ist ebenfalls mit Flimmerepithel bekleidet; sie überziehen die auf Fig. 2 sichtbare, ringförmig in das Lumen vorspringende Erhebung. Zwischen diesen Leisten liegen die Ausführungsgänge eines speziellen, durch den geringen Durchmesser der Tubuli (40 μ gegen 90 μ) gekennzeichneten Abschnittes der Schalendrüse, der denselben Bau aufweist wie der Hauptanteil derselben, bei Dreifachfärbung aber ebenfalls die erwähnte strohgelbe Färbung annimmt. Diese Partie der Schalendrüse liegt in der Mucosa des Oviducts und bildet die ringförmige Erhebung.

Von der Hauptmasse der gegen die Lamellenzone ziehenden großen Schläuche der Schalendrüse ist sie durch ein bindegewebiges Septum deutlich getrennt. Konstant sind auf jedem Querschnitte zwei oder drei in ihren Bereich ziehende und in der caudalen Querleistenzone mündende große Sekretschläuche der Schalendrüse. Auf Fig. 2 ist dieser spezielle Abschnitt der Schalendrüse in *ca.Sch.T* durch hellere Färbung von den caudalen Querleisten leicht zu unterscheiden. Craniale Querleisten, Lamellen und Zöttchen sind auf Fig. 8 abgebildet. Links sieht man einige craniale Querleisten, welche an einem zu ihrer Verlaufsrichtung senkrechten Schnitte quadratisch erscheinen. Auf diese folgt der Mündungsbezirk der großen tubulösen Schleimdrüse — man beachte die für diesen typische, zottenlose Lamelle —, dann kommen von Zöttchen flankierte Lamellen. Die bindegewebige Basis kommt bei den letzten drei Lamellen zur Ansicht. Hier liegt die Schnittfläche in der Nähe zweier Mündungen von Schalendrüsentubulis. Die mittlere Lamelle zeigt eine übrigens seltene atypische Gestalt, sie ist gabelig geteilt.

Die große tubulöse Schleimdrüse besteht aus einer geringen Anzahl von Röhrchen, die geschlängelt verlaufen und in ihrer Gesamtheit einen Kegelmantel darstellen, der zwischen Eiweißdrüse und Schalendrüse liegt. Ihre Röhrchen haben den beträchtlichen Durchmesser von über 100 μ. Gleich den Tubulis der Eiweiß- und der Schalendrüse weisen sie Flimmerzellen und Drüsenzellen auf. Die Kerne der letzteren sind rund, randständig, haben etwa 5 μ im Durchmesser und sind außerordentlich reich an Chromatin. Die Zellleiber sind mit scharf voneinander abgegrenzten, mit Hämatein sich blau färbenden Kugeln erfüllt. Die Zellgrenzen sind sehr scharf. Die Hämateinfärbung zeigt in dieser Drüse ein deutliches Netz mit dicken, lumenwärts ziehenden Fäden — Zellgrenzen — und zahlreiche feine, zwischen diesen Fäden ausgespannte Maschen, die Konturen der Secretkugeln. Die 10 μ langen Kerne der Flimmerzellen sind ebenfalls sehr chromatinreich. Auf Fig. 8 *SD* erscheinen sie schwarz. Die Zellgrenzen sind hier ziemlich deutlich zum Ausdrucke gebracht, Secretkugeln sind bei der geringen Vergrößerung nicht zu sehen. Die hellen Felder am Rande sind Stellen, an denen der Schnitt beschädigt war. Diese Schleimdrüse tingiert sich unter andern z. B. mit Apáthys Dreifachfärbung bedeutend dunkler wie die Schleimdrüsen im caudalen Abschnitt des Nidamentalorgans, scheint also eine andre Art Schleim zu produzieren. Die Schleimdrüsen, die sehr zahlreich in der Wand des Oviducts zwischen der caudalen Querleistenzone und dem caudalen Pol der Schalendrüse liegen, sind kleine, tubulöse Drüsen, die sich ebenfalls aus Secret- und Flimmerzellen zusammensetzen. Die randständigen Kerne der scharf voneinander abgegrenzten Drüsenzellen sind rund und haben etwa 7 μ im Durchmesser. Die längsovalen Flimmerzellen haben etwa 10 μ lange Kerne und spärliches Protoplasma. An den Ausführungsgängen dieser Drüsen treten Flimmerzellen mit bis 20 μ langen Kernen auf. Fig. 9 zeigt eine dieser kleinen Schleimdrüsen, deren Lumen viermal angeschnitten ist. Die beiden neben ihr liegenden Tubuli gehören bereits der benachbarten Drüse an. Bei *FlK* sieht man große, lange Kerne, die den Flimmerzellen des Mündungsbezirks angehören. Der Erwähnung wert scheint ein Befund, der sich an fast allen im Bereiche dieser Drüse befindlichen roten Blutkörperchen machen läßt. Sie zeigen zwei Kerne. Der wahre Kern, der sich bei Dreifachfärbung blau tingiert, ist an den Rand des Erythrocyten gerückt und etwas deformiert. Etwas excentrisch liegt ein hellgelber, homogener, scharf abgegrenzter Körper. Vielleicht handelt es sich hier um einen plasmolytischen Vorgang, der postmortal trotz schleunigster Fixierung des Objekts, durch die spezifische Reaktion dieser Drüse ausgelöst wird.

Der caudale Oviduct besteht gleich dem cranialen aus zwei Muskelschichten. Auch hier ist ein cavernöses System — das »untere cavernöse System« — zwischen beiden vorhanden und zwar in größerer Ausdehnung als im cranialen Oviduct. Seine größte Entwicklung erreicht dieses cavernöse System unmittelbar am caudalen Pol des Nidamentalorgans (vgl. Fig. 2 *u.c.S*). Cranialwärts setzt es sich von dort noch eine Strecke weit fort. In das Lumen des caudalen Oviducts ragen unregelmäßig geformte, reich vascularisierte, zum Teil ineinander eingeschobene Papillen, die von einem aus Becher- und Flimmerzellen gebildeten Epithel bedeckt sind. Fig. 10 stellt einen Querschnitt durch den caudalen Oviduct dar. Der Unterschied gegen den cranialen Oviduct fällt sofort auf. Durch diesen wandert aber auch der bloß von einem zarten Häutchen bedeckte Dotter des Eies, während durch den caudalen Oviduct ein mit Eiweiß, Schale und Schnüren versehenes Ei zu gleiten hat. Das cavernöse System ist fast leer. Etwa von der Mitte der Strecke zwischen caudalem Pol des Nidamentalorgans und der caudalen Querleistenzone finden sich im Epithel durch ihre Farbe und Größe ausgezeichnete Becherzellen, die gegen den Uterus hin an Größe und Häufigkeit rasch zunehmen. Unterhalb der Region, in der noch kleine

Schleimdrüsen vorkommen, verleihen sie der Mucosa des caudalen Oviducts ein charakteristisches Aussehen (vgl. Fig. $2x$ im Beginn des caudalen Oviducts). Hier haben die Becherzellen ihre größte Entwicklung erreicht, sie sind etwa 30 μ lang und stehen abwechselnd mit den Flimmerzellen. Fig. 11 ist das Bild eines Schnittes der senkrecht auf die Längsachse des caudalen Oviducts geführt ist, an einer Stelle, wo Flimmer- und Becherzellen miteinander abwechseln. Das Protoplasma der Becherzellen nimmt bei Dreifachfärbung eine tief violette Farbe an. Auf der Zeichnung ist es in hellen Tönen gehalten, da man auf diese Weise die einzelnen, verschiedenen Zellen angehörigen Teile am leichtesten unterscheiden kann. Die Flimmerzellen zeigen einen chromatinreichen, granulierten Kern, ihr Protoplasma, das an der Flimmern tragenden Seite der Zelle eine Menge kleiner, acidophiler Granula enthält, ist nur an den beiden Schmalseiten des Kerns zu sehen.

Die Uteruswandung — der feinere Bau dieses Organs interessiert uns hier nicht — besteht aus glatter Muskulatur, elastischen Fasern und ist mit einem vielschichtigen Plattenepithel ausgekleidet.

Bereits das Nidamentalorgan eines nicht trächtigen Tieres zeigt bei geeigneter Färbung eine Beschaffenheit, die auf die sehr verschiedene Funktion der einzelnen Abschnitte schließen läßt. Die Untersuchung eines Nidamentalorgans, in dem die Eischalen bereits zur Hälfte gebildet waren, zeigte vor allem im cranialen Oviduct eine auffallende Veränderung. Sein cavernöses System war strotzend mit Blut gefüllt. Ebenso war auch das System des caudalen Oviducts ad maximum dilatiert. Es scheint, daß eine Füllung dieser beiden ringförmigen, über dem oberen und unteren Pol der Drüse befindlichen Schwellsysteme eine Vergrößerung des Durchmessers des Oviducts und hiermit eine Entfernung der Lamellen beider Seiten voneinander sowie eine Entfaltung der zwischen den beiden Hälften der Schalendrüse gelagerten Falten des caudalen Oviducts herbeiführt[1]. Die Eiweißdrüse ist frei von den Eiweißtröpfchen in den Secretzellen der Tubuli, die übrigen Teile des Nidamentalorgans sind in voller Funktion. Hauptsächlich kommt hier die Schalendrüse in Betracht. Ihre Secretzellen sind strotzend mit Körnchen gefüllt. Dieselben haben durchschnittlich einen Durchmesser von 1 μ. Nach ihrem Austritt in das Lumen der Tubuli verschmelzen sie miteinander zu Kugeln. In den peripheren Teilen der Tubuli findet man Kügelchen, die aus der Verschmelzung nur weniger Granula hervorgegangen sein können, in zentraler gelegenen Partien Kugeln mit einem Durchmesser von 2 μ, die also bereits aus einer größeren Anzahl von Körnchen entstanden sind. Diese sind noch deutlich als Individuen erkennbar. Kugeln von über 2 μ im Durchmesser verlieren ihre scharfen Konturen, das nächste Stadium des Secrets zeigt bereits eine homogene, durchsichtige Masse von anscheinend großer Plastizität.

---

[1] Ein ringförmig zusammengelegter, gefältelter Schlauch — einem solchen sind die hier in Rede stehenden Schwellsysteme wohl vergleichbar — bildet bei Füllung mit Wasser einen Ring von größerem Durchmesser.

Ihre Plastizität erhellt aus dem Umstande, daß an Stellen, wo zwei Tubuli ineinander münden, ohne weiteres die Verschmelzung ihres Secrets erfolgt. Es hat den Anschein, daß die aus den Körnchen hervorgegangenen Kugeln durch Druck zusammengeschweißt werden. Fig. 12 stellt einen Querschnitt durch einen Tubulus einer secernierenden Schalendrüse dar, deren Lumen mit aus Granulis zusammengeschmolzenen Kugeln erfüllt ist. Die Secretzellen des Tubulus sind noch reichlich mit Granulis gefüllt. Der starke Kontur, der das Lumen begrenzt, entspricht den zusammengepreßten Flimmerhaaren, Diese lebhaften Secretionsvorgänge lassen sich in allen Teilen der Schalendrüse zeigen bis auf einen, von dem noch die Rede sein wird. Die Endstücke der Tubuli in der Lamellenzone sind mit Secret strotzend gefüllt. Die Zylinder, welche die Röhrchen ausfüllen, weisen einen Durchmesser von 90—100 μ auf, welche Stärke sie bis zur äußeren Schicht des bereits beschriebenen, bindegewebigen Rohres beibehalten. Dieses starre, mit nicht dilatierbaren Öffnungen versehene System scheint wie ein Sieb zu wirken, durch das die Secretzylinder aus den Tubulis in den Bereich der Lamellen gedrückt werden, wo sie nun die Form von Platten annehmen müssen, sobald sie den ihnen gebotenen Raum ausfüllen. Die Secretzylinder weisen nach ihrem Durchtritt durch die Öffnungen des Rohres einen bedeutend geringeren Durchmesser auf als in den Endstücken der Tubuli. Zwischen den Lamellen endlich, die eine merkwürdige Veränderung aufweisen, liegen Secretplatten von etwa 10 μ Durchmesser. Das Stroma der Lamellen im funktionierenden Nidamentalorgan ist im Zustand eines hochgradigen Ödems. In ruhenden Nidamentalorganen ist das bindegewebige Stroma der Lamellen etwa 20 μ breit, im ödematösen Zustand ist es etwa dreimal so breit — 60 μ. Natürlich werden hierdurch die Zwischenräume der Lamellen kleiner. Die die Lamellen flankierenden Zöttchen haben sich allenthalben eng an diese angeschmiegt. Diese Verhältnisse sind durch Fig. 13 illustriert.

Man sieht die in den dilatierten Mündungen der Tubuli liegenden Secretzylinder, deren Durchmesser oben mit etwa 100 μ angegeben wurde. Über ihnen liegen die durch die Öffnungen des bindegewebigen Rohres gepreßten und hierdurch verschmälerten Fortsetzungen der Zylinder, auf welche drei Durchschnitte von Platten folgen. Mit der Breite des Stromas der Lamellen vergleiche man die entsprechende Breite auf Abbildung 8. Auf Fig. 13 sieht man die Zöttchen dem dünnen Stiel der Lamellen anliegen, was auf Fig. 8, dem Bilde aus einem ruhenden Organ, nicht der Fall ist.

Ein Schnitt durch den obersten Teil einer neugebildeten Schale des *Scyllium*-Eies zeigt, daß diese (vgl. Fig. 14) aus einer größeren Zahl zum Teil paralleler, zum Teil ineinander übergehender Platten besteht, von denen die dünnsten, anscheinend primitiven, etwa 10 μ dick sind, was der Breite einer zwischen zwei Lamellen liegenden Secretplatte entspricht. Die Lamellen scheinen somit die Aufgabe zu haben, das plastische Secret gleichsam auszuwalzen, wodurch es die zum Aufbau der Schale geeignete Dicke erhält. Das durch den Oviduct gegen den Uterus hinziehende Ei bedeckt sich mit so vielen Secretplatten, als Interlamellarräume vorhanden sind. Sehr bemerkenswert ist die Veränderung durch die die Lamellen ihren Volumszuwachs erreichen. Bei der naturgemäßen Enge der Gefäße in den schmalen, zarten Lamellen und der Größe der Blutkörperchen der Selachier, von denen eines manches Lamellengefäß vollständig ausfüllt, hat ein Schwellsystem in den Lamellen keinen Raum. Die zur Auswalzung der Secretzylinder in Platten nötige Volumszunahme der Lamellen wird durch den Austritt von Blutflüssigkeit erzielt — ein physiologisches Ödem. Der Umstand, daß sich die Zöttchen durch den Druck des durch die Maschen des bindegewebigen Rohres austretenden Secrets an den dünnen Stiel der Lamellen anlegen, scheint darauf hinzuweisen, daß sie den Zweck haben, die Lamellen auf diese Art zu stützen und ihnen eine bestimmte Richtung zu geben. Man kann sich vorstellen, daß beim Fehlen der Zöttchen das unter einem bestimmten Druck stehende Secret an den zarten Lamellenstielen vorbeiginge und sich dann in den engen Räumen zwischen den ödematösen Lamellen stauen und so diese selbst zerren oder abreißen könnte.

Es scheint, daß bei den komplizierten Verhältnissen in der Schalendrüse und den Organen, die die Umformung der Secretzylinder in Platten besorgen, nicht immer alle Vorgänge sich glatt abwickeln. In Präparaten von nicht funktionierenden Drüsen, die

Tieren mit unreifen Ovarialeiern entstammten, zeigten sich z. B. in verschiedenen peripher wie zentral gelegenen Abschnitten der Schalendrüse Secretcysten. Man findet in erweiterten, pathologisch veränderten Tubulis Klumpen von einer Masse, die die spezifische Färbung des Secrets zeigen, in starken, bindegewebigen Kapseln eingeschlossen. Der Tubulus ist um die Cyste herum ein Stück peripher und zentral degeneriert. Möglicherweise geht die Bildung des Bindegewebes von der Membrana propria der Tubuli aus. Von einzelnen ödematösen Lamellen waren die Flimmerzellen von ihrer bindegewebigen Unterlage abgefallen, andre Lamellen zeigten ihre Epithelien wohl intakt, doch deren Flimmern zerstört. Ob diese Prozesse die Regel sind, ob sie nicht etwa gar, wenigstens in einzelnen Fällen als postmortale Erscheinungen zu deuten sind — ließ sich nicht entscheiden. Aus diesen hauptsächlichen Veränderungen des funktionierenden Nidamentalorgans und aus dem Bau des ruhenden, sowie aus der Beschaffenheit der frisch gebildeten Schalenteile und der Schale des abgelegten Eies läßt sich eine weitere Reihe von Schlüssen ziehen über die Vorgänge im Nidamentalorgan, durch die das aus dem Follikel ausgetretene Ovarialei in ein zur Ablage taugliches Ei umgeformt wird. Da nicht anzunehmen ist, daß die beiden Nidamentalorgane bei gleichem Bau verschieden rasch funktionieren und man, wie Fig. 15 zeigt, in jedem Oviduct ein Ei findet, dessen Schale ebensoweit gebildet ist wie die des andern Eies, kann man behaupten, daß zu gleicher Zeit zwei Ovarialeier aus ihren Follikeln fallen und unmittelbar nacheinander durch das Ostium tubarum in die rechte bzw. linke Tube einwandern. Die Schwellung der cavernösen Systeme ermöglicht es ihnen, in den bei nicht funktionierenden Drüsen fast lumenlosen Oviduct des Nidamentalorgans zu gelangen, wobei peristaltische Bewegungen der Muskulatur des cranialen Oviducts das Ei caudalwärts schieben dürften. Die cavernösen Systeme scheinen ferner die Aufgabe zu haben, ein zu starkes Anpressen des Eies an Querleisten und Lamellen, wodurch diese in ihrer Funktion behindert würden, hintanzuhalten. Zunächst wird wohl das Ei von dem Secret der Eiweißdrüse bedeckt werden. Über das Albumen legt sich das schleimig-glasige Secret der großen tubulösen Schleimdrüse. Schon während dieser Vorgänge dürften die in der ringförmigen Erhebung gelegenen kleinen Tubuli der Schalendrüse die unteren Fäden der Eischale secerniert haben. Die Annahme, daß dieser Bezirk der Schalendrüse zuerst mit der Secretion einsetzt, wird durch folgenden Befund gestützt. Im Nidamentalorgan eines

Tieres mit der Eireife entsprechend großen Ovarialeiern (die Keimscheibe konnte leider nicht untersucht werden) fand sich die Eiweißdrüse im Zustand der Aktivität und in einem der zu den erwähnten kleinen Tubulis hinbiegenden großen Tubulus der Schalendrüse ein fertiger Secretzylinder. Fig. 16 zeigt diesen scheinbar der Wirkung der Flimmerhaare ausgesetzten, das Lumen nicht ganz erfüllenden Zylinder. Oberhalb dieses Tubulus, an dem bei *x* zu sehen ist, wie sich die mit Secretkörnchen gefüllten Zellen zum Flimmerepithel verhalten, ist ein Tubulus angeschnitten, dessen mit Granulis gefüllte Zellen vielfach zersprengt sind. Es ist dies eine Wirkung der MÜLLERschen Flüssigkeit, die wohl das Flimmerepithel sehr gut konserviert, jedoch die Zellen schädigt. Die Richtigkeit obiger Annahme kann man auch davon ableiten, daß man in Nidamentalorganen, die bereits die Schale zur Hälfte gebildet haben, den in der ringförmigen Vorwölbung gelegenen Teil der Schalendrüse völlig erschöpft, d. h. die Zellen derselben mit einer sehr spärlichen Zahl von Granulis versehen findet, während alle übrigen Teile der Schalendrüse strotzend mit Granulis gefüllte Zellen aufweisen. Der in Rede stehende Teil scheint seine Aufgabe, die Bildung der caudalen Schnüre, eben erfüllt zu haben.

An der Bildung des Bodens der Eischale dürfte bereits die ganze Schalendrüse beteiligt sein. Übergang und Zusammenhang desselben mit den Schnüren stellen die erwähnten, typischen, aus der Hauptmasse der übrigen Tubuli in die Ringzone eintretenden Tubuli dar. Die Art und Weise der Bildung des Bodens und der ganzen übrigen Schale ist nach dem bereits beschriebenen Vorgange der Umformung der Secretzylinder in Platten ziemlich klar. Es bilden sich so viele Platten als Interlamellarräume vorhanden sind; alle diese Platten werden bei der Wanderung des Eies übereinandergelegt, ihre Gesamtheit bildet die Schale. Bei der Plasticität des Secretes haften die einzelnen Platten fest aneinander — das Ei wird mit einer homogenen Masse überzogen. Der in Fig. 14 abgebildete Schnitt läßt erkennen, daß der Verschmelzungsprozeß eine bestimmte Zeit in Anspruch nimmt. Man sieht, wie unter dem Druck des Messers einzelne Platten von sehr geringer Stärke sich von ihrer Umgebung losgelöst haben, wie aber anderseits größere Massen des Secrets vereinigt geblieben sind. Nun wurde Eingangs der Tatsache Erwähnung getan, daß einzelne Lamellen stellenweise mit ihren Nachbarinnen verwachsen sind. Eine solche Verwachsung zweier Lamellen ergibt natürlich eine Unterbrechung, eine Längsteilung einer austretenden Secretplatte, und in deren Unterbrechungslinie eine Verschmelzung der über und unter ihr liegenden Secretplatten. So kommt es also auch zu einer teilweisen Verschmelzung sonst nicht einander anliegender Platten, zu einer innigeren Verwebung der einzelnen Schalenbestandteile untereinander. An solchen Stellen kann ein Querschnitt kein Bild parallel verlaufender Platten geben. Was auf dem abgebildeten Querschnitt auf Rechnung der verschmolzenen Lamellen, was auf Rechnung der Messerwirkung zu setzen ist, läßt sich nicht entscheiden, doch steht es fest, daß sich an neugebildeten Schalen noch Platten von der Dicke der zwischen den Lamellen befindlichen isolieren lassen. Das Gegenstück zu diesem Präparat ist das auf Fig. 17 gezeichnete, das der Schale eines abgelegten, einige Zeit dem Meerwasser ausgesetzt gewesenen Eies entstammt. Von einer Isolierung der einzelnen Platten ist hier keine Spur zu erkennen, sie erscheinen fest miteinander verschmolzen. Bei Dreifachfärbung, bei der die Plattenstruktur deutlich zum Ausdruck kommt, färbt sich der dem Seewasser direkt ausgesetzt gewesene Teil intensiv gelb, die mit den äußersten Platten anscheinend primär verschmolzenen Teile zeigen dieselbe Farbenreaktion, während die übrigen Teile blau sind. Vorder- und Hinterrand der allbekannten Scyllieneier sind unter den oberen, in Fäden auslaufenden Enden einander stark genähert, anscheinend aneinander gedrückt. Diese Teile können wegen der Größe des Eies erst dann gebildet werden, wenn das Ei selbst schon tief im caudalen Oviduct sich befindet. Auf Fig. 15 sieht man, wie die in Rede stehenden Teile noch im Nidamentalorgan vorhanden sind, während die Eidotter bereits durch die Wände des caudalen Oviducts durchschimmern. Die Wände des Oviducts innerhalb des Nidamentalorgans und mit ihnen die Lamellen beider Hälften stehen daher nun einander bedeutend näher als in früherer Zeit, in der sie durch den Durchmesser des Dotters plus Eiweiß voneinander getrennt waren, wodurch die noch gebildeten Schalenteile näher aneinander stehen müssen. Die Bildung der cranialen Eischnüre dürfte durch das Secret der die große tubulöse Schleimdrüse begleitenden, färberisch zu differenzierenden Tubuli (Fig. 2 *cr.Sch.T*) erfolgen. Die cranialen Eischnüre werden im Gegensatz zu den caudalen, die das Ei im Knäuel zusammengerollt vor sich herschiebt (Fig. 15 bei *ES*), lang ausgezogen. Die sie liefernden Tubuli fahren noch nach der Eiablage fort, äußerst dünne Schnürchen zu produzieren und stehen dadurch im Gegensatz zu den Drüsenteilen in der ringförmigen Vorwölbung, die schon völlig erschöpft erscheinen, wenn die Schale erst zur Hälfte vollendet ist. Derlei zarte Schnürchen findet man fast konstant in den Uteris geschlechtsreifer Scyllien in Schleim eingebettet. Auf Fig. 10 ist bei *SF* der Durchschnitt eines solchen Schnürchens, das sich im caudalen Oviduct befand, zu sehen. Das Präparat stammt von einem nicht trächtigen Tier.

Die im caudalen Oviduct befindlichen Schleimdrüsen dürften das Gleiten des Eies erleichtern. Dort wo es keine mehr gibt, dürften die Becherzellen ihre Stelle vertreten.

Für die Längsstreifung der Schalen der Scyllieneier hält es schwer, eine unanfechtbare Erklärung zu geben. Möglich ist, daß sie ein Ausdruck des Umstandes sind, daß die Secretplatten aus Zylindern hervorgingen, und daß, ähnlich wie die miteinander verklebten Platten noch an fertigen Schalen an Durchschnitten zu erkennen sind, die Platten selbst noch ihre Verschmelzung aus Zylindern dokumentieren. Allein, hierfür liegt kein anatomischer Beweis vor.

Ich wende mich nunmehr noch der Literatur über unsern Gegenstand zu. In den »Beiträgen zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie« bespricht Leydig (6) die Eileiterdrüse von *Acanthias* und *Trygon* und hebt die Größe derselben bei den Scyllien hervor; sie besteht nach ihm aus gerade verlaufenden Röhrchen, deren Inhalt aus Fett und Fettmolekülen gebildet wird. Wahrscheinlich hat er die Granula der Schalendrüse gesehen, die er für Fett hielt. Das Secret dieser Drüsen, weißgraue Spiralfäden, läßt er aus einem zwischen den beiden Hälften der Drüse befindlichen Längsschlitz hervorgehen; er polemisiert gegen Joh. Müller, der in seinen »Eingeweide der Fische« das Secret der Drüse aus feinen, parallelen Furchen, die regelmäßig quer über die Schleimhaut verlaufen (meine Lamellenzone), münden läßt. Ferner erwähnt Leydig (7) die großen Eileiterdrüsen von *Chimaera monstrosa*, ohne sie eingehender zu beschreiben.

Hyrtl (5) beschreibt bei einer ♂ *Chimaera*, die »weibliche Oviducte« hatte, an der Nidamentaldrüse eine schmale Zone des die Drüse durchsetzenden Eileiters, in der die sehr zahlreichen konvergierenden Ausführungsgänge mündeten. Ferner bemerkt Hyrtl, daß die Drüse eine äußerlich sichtbare Farbennuancierung aufweist, die aber keine Verschiedenheit im inneren Bau bedingt.

Bruch (1), dessen Dissertation ich nicht erhalten konnte, studierte die »glande de l'oviducte des Sélaciens ou glande nidamenteuse«. Er unterschied als erster am Nidamentalorgan drei Teile, die sich an

Längsschnitten durch die verschiedene Färbung, die sie bei der Behandlung mit Pikrokarmin geben, kennzeichnen. Den mittleren Teil bezeichnet er als »Destinée uniquement à la formation de la coque«.

PERRAVEX (10), dessen Arbeit ich die eben über BRUCHS Abhandlung mitgeteilten Daten entnehme, untersucht die Schale der Eier von *Scyllium canicula* und *catulus*, findet sie aus ineinander geschachtelten Membranen bestehend und sucht auf diesen Befund hin in der gestreiften, mittleren Partie der »Drüse« einen Anhaltspunkt zur Erklärung von deren Struktur. Er gibt eine Beschreibung der Lamellen und stellt fest, daß zwischen ihnen Tubuli münden, die aus einem Drüsenteile kommen, dessen Zellen Körnchen enthalten. Von diesen bemerkt er ausdrücklich, daß sie keine Fettbläschen sind. Nun erfolgen Angaben über die Entstehung der Schale, die aber durch keinerlei anatomischen Befund gestützt erscheinen. Die Lamellen (les lames) beider Seiten liegen eng aneinander, nur an ihren beiden Enden lassen sie einen Schlitz. Durch diesen fließt das Secret, wodurch Schnüre entstehen. Nachdem das Ei in den caudalen Oviduct hinabgestiegen ist, klappen die Lamellen wieder zusammen, an ihren beiden Enden bleiben aber wieder zwei Schlitze offen. Das Secret muß nun durch diese austreten, wodurch es wieder zur Bildung zweier Fäden kommt. PERRAVEX weiß nichts von cavernösen Systemen, verschiedenen Arten der Schalendrüsentubuli usw. Allein die Untersuchung eines *Scyllium*, dessen Nidamentalorgan ein halb mit Schale bedecktes Ei barg, gab ihm eine Bestätigung seiner Vermutung. PERRAVEX erwähnt die Becherzellen im Oviduct, die als dem caudalen Oviduct eigen, in die Gegend unterhalb des caudalen Pols der Schalendrüse verlegt werden. Die Exemplare von Scyllien, die ich untersuchte, hatten Becherzellen auch in jenen Teilen des Oviducts, der im Bereich der Schalendrüse liegt.

VAILLANT (11) bemerkt, daß im Uterus von *Pristiurus* und wohl auch von *Scyllium* die offene Seite der Eischale nach dem oberen Teil des Oviducts sieht, bei *Raja* hingegen nach dem caudalen Teil.

MATTHEWS (8) findet bei einer *Raja clavata* ♂ links einen gut entwickelten Oviduct mit funktionierendem Nidamentalorgan.

GARMAN (3) fand bei *Chlamidoselachus*, den er für vivipar hält, ein Nidamentalorgan. Er beschreibt es und bildet es ab, seine Arbeit war mir nicht zugänglich.

HENNEGUY (4) untersuchte das Nidamentalorgan bei *Scyllium canicula.* Er beschreibt große, prismatische Zellen im cranialen Teil des Organs und erwähnt die Flimmerepithelien der Tubuli. Die Granula der Schalendrüse färben sich nach ihm gut mit Methylgrün. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß er auch die große tubulöse Schleimdrüse gesehen hat. Er vermutet, daß sie bestimmte Teile der Eischale secerniert.

Disselhorst (2) erwähnt die Arbeiten Leydigs und Hyrtls über unser Organ und bildet eine Eileiterdrüse von *Raja* ab.

Bezüglich der Technik möchte ich bloß bemerken, daß die Müllersche Flüssigkeit auch im Nidamentalorgan die Flimmerepithelien sehr gut fixiert, die drüsigen Elemente aber beeinträchtigt. Zenkersche Flüssigkeit bringt die Eiweißdrüse so zum quellen, daß sie ihre Hüllen sprengt. Am besten fixiert man Teile des Nidamentalorgans in Sublimatgemischen. Nach solchen Fixierungen gibt v. Apáthys Dreifachfärbung sehr gute Bilder.

Wien, im Oktober 1904.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

1. Edmond Bruch, Études sur l'Appareil de la Génération chez les Sélaciens. Inaugural-Dissertation. Straßburg 1860.
2. R. Disselhorst, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie von A. Oppel. IV. Teil.
3. S. Garman, Chlamydoselachus anguineus Garm. A living species of Cladodont Shark. in Bull. Mus. Harvard. Coll. Vol. XII.
4. L. F. Henneguy, Sur la structure de la glande nidamenteuse de l'oviduct des Sélaciens. In: Compt. Rend. Soc. Philomath. Paris. No. 16.
5. Jos. Hyrtl, Über die weiblichen Oviducte bei männlichen Chimaeren und eine männliche Vesicula seminalis beim Weibchen. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften Wien, Sitzungsber. XI. 1854.
6. Franz Leydig, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Müllers Archiv. Jahrg. 1851.
7. —— Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
8. J. Duncan Matthews, Oviduct in an adult male Skabe. In: Journ. Anat. Phys. London.
9. Nicolas, Compt. Rend. Vol. XIX. Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Soc. d. Biolog. 1895.
10. E. Perravex, Sur la formation de la coque des œufs du Scyllium can. et du Sc. catulus. In: Compt. Rend. Tome XCIX.
11. H. C. Redeke, Onderzoekingen betreffende het urogenitaalsystem der Selachiers en Holocephalen. Diss. Amsterdam. 85 S., 6 Fig., 2 Taf.

12. Léon Vaillant, Remarques sur l'orientation des œufs dans l'utérus chez les poissons Elasmobranches ovipaires. In: Bull. Soc. Philomath. Paris. Tome VIII.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

a.c.M, äußere, circulär verlaufende Muskulatur;
A.F, Afterflosse;
B, Basis;
Bg.K, Bindegewebskern;
B.K, Becherzellkern;
B.P, Becherzellprotoplasma;
C, Caverne;
ca.O, caudaler Teil des Oviducts;
ca.Q, caudale Querleisten;
ca.Sch.T, caudale Eischnüre bildende Tubuli;
Cl, Cloake;
cr.O, cranialer Teil des Oviducts;
cr.Q, craniale Querleisten;
cr.Sch.T, craniale Eischnüre bildende Tubuli;
Dr.K, Drüsenzellkern;
E, Ei;
E.Dr, Eiweißdrüse;
Ep, Epithel;
Ep.S, Epithel der Serosa;
E.S, Eischnüre;
E.Tr, Eiweißtröpfchen;
Fl.H, Flimmerhaare;
Fl.K, Flimmerepithelzellkern;
Fl.O, Flimmerepithel des Oviducts;
Fl.P, Flimmerzellprotoplasma;
G, Gefäß;
g.g.F, gabelig geteilte Falte;
Gr, Granula;
g.T, gelber Teil;
i.l.M, innere, längsverlaufende Muskulatur;
L, Lamelle;
L.Z, Lamellenzone;
M, Mündung;
M.p, Membrana propria;
M.S.T, Mündung eines Schalendrüsentubulus;
M.Tr, Mündungstrichter;
N.O, Nidamentalorgan;
O.a.T, Ostium abdominale tubarum;
o.c.S, oberes cavernöses System;
P, Papille;
pr.Pl, primitive Platte;
r.E, ringförmige Erhebung;
Sa.Dr, Schalendrüse;
S.C, Secretzylinder;
S.D, große, tubulöse Schleimdrüse;
S.D.D, Schleimdrüsen des caudalen Oviducts;
S.E, Seitenfalte des Eileiters;
S.F, Secretfaden;
S.K, Secretkörnchen;
S.Kg, Secretkugeln;
S.Pl, Secretplatte;
T.E.Dr, Tubulus der Eiweißdrüse;
T.Sa.Dr, Tubulus der Schalendrüse;
U, Uterus;
u.c.S, unteres cavernöses System;
v.Pl, verschmolzene Platten;
Z, Zöttchen.

Tafel I und II.

Zt. bedeutet die Höhe des Zeichentisches, Objt. die des Objekttisches, Tl. Tubuslänge, Oberh. Oberhäuserscher Zeichenapparat.

Fig. 1. Nidamentalorgan von *Scyllium canicula* mit einem Stück des cranialen und caudalen Teiles des Eileiters. Nach einem Formolpräparat, etwa $^5/_4$ der natürlichen Größe.

Fig. 2. Längsschnitt durch das Nidamentalorgan normal auf die Verbindungslinie der sich zwischen die beiden Hälften des rötlichen Teils einschiebenden Falten. MÜLLERsche Flüssigkeit. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. Vergrößerung 6.

Fig. 3. Querschnitt durch den cranialen Teil des Oviducts etwa 5 mm über dem oberen Pol des Nidamentalorgans. FLEMMINGS Gemisch. Hämatoxylin-Eosin. OBERH. LEITZ Obj. 1, Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 32 cm.

Fig. 4. Querschnitt durch das Epithel des Peritonealüberzuges des cranialen Teiles des Oviducts. FLEMMINGS Gemisch. Hämatein I. A. Eosin. OBERH. REICHERT 1/20 Imm. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 24 cm.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Tubulus der Eiweißdrüse. Pikrinsäure-Sublimat. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT 1/20 Imm. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 24 cm.

Fig. 6. Schnitt durch den Mündungstrichter eines Tubulus der Eiweißdrüse. MÜLLERsche Flüssigkeit. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT Obj. 7. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 16,5 cm.

Fig. 7. Querschnitt durch den Tubulus der Schalendrüse. Pikrinsäure-Sublimat. HEIDENHAINS Hämatoxylin-Eisenalaunmethode. OBERH. REICHERT 1/10 Imm. Zt. 11 cm, Objt. 12 cm, Tl. 36 cm.

Fig. 8. Schnitt senkrecht auf die Verlaufsrichtung der Lamellen. Craniale Querleisten, Lamellen mit Zöttchen, große, tubulöse Schleimdrüse. MÜLLERsche Flüssigkeit. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT Obj. 4. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 35,3 cm.

Fig. 9. Schnitt durch eine Schleimdrüse der Wand des Oviducts zwischen der caudalen Querleistenzone und dem caudalen Pol der Schalendrüse. Pikrinsäure-Sublimat. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT Obj. 7. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 28,5 cm.

Fig. 10. Querschnitt durch den caudalen Teil des Oviducts. FLEMMINGS Gemisch. Hämatoxylin-Eosin. OBERH. LEITZ Obj. 1. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 16,5 cm.

Fig. 11. Schnitt senkrecht auf die Längsachse des caudalen Oviducts, an einer Stelle, wo Flimmer- und Becherzellen miteinander abwechseln. MÜLLERsche Flüssigkeit. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. REICHERT 1/20 Imm. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 33,5 cm.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes eines Schalendrüsentubulus, dessen Lumen mit Secretkugeln erfüllt ist. Pikrinsäure-Sublimat. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. Bei REICHERT Imm. 1/20, Oc. 5, ohne Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 13. Schnitt senkrecht auf die Verlaufsrichtung der Lamellen. Secretzylinder und Secretplatten zwischen den ödematösen Lamellen. Pikrinsäure-Sublimat. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. Ohne Zeichenapparat nach mikrometrischen Maßbestimmungen gezeichnet.

Fig. 14. Querschnitt durch den obersten Teil einer neugebildeten Eischale. Pikrinsäure-Sublimat. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT Obj. 7. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 32,5 cm.

Fig. 15. Die Genitalien von *Scyllium canicula* ♀ nach Entfernung der übrigen Eingeweide. In jedem caudalen Oviduct liegt ein Ei, das bereits zum größeren Teil mit Schale bedeckt ist. Nach einem in Pikrinsäure-Sublimat fixierten Präparat.

Fig. 16. Längsschnitt durch einen Tubulus der Schalendrüse, der bereits mit der Secretion begonnen hat, ehe noch ein Ei durch das Ostium abdominale tubarum getreten ist. MÜLLERsche Flüssigkeit. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. OBERH. REICHERT Obj. 7. Zt. 17,5 cm, Objt. 9,5 cm, Tl. 16,7 cm.

Fig. 17. Querschnitt durch die Schale eines abgelegten Scyllieneies. Formol. v. APÁTHYS Dreifachfärbung. Ohne Zeichenapparat entworfen.

Zur Anatomie von Pentacrinus decorus Wy. Th.

Von

August Reichensperger.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut der Univ. Bonn.)

Mit Tafel III—V und einer Figur im Text.

Das von mir benutzte Material stammt von der unter Leitung von Alexander Agassiz 1878—1879 zur Erforschung des Karibischen Meeres unternommenen Expedition des »Blake«. Es bestand aus 25 zum Teil ganz unverletzten, gestielten Crinoiden, die ich nach P. H. Carpenter (5) sämtlich als »*Pentacrinus decorus*« Wy. Th. bestimmte.

Das Material erwies sich als gut konserviert. Die einzelnen Teile wurden in Schnittserien nach den verschiedensten Richtungen zerlegt. Zur Entkalkung bediente ich mich eines tropfenweisen Zusatzes von konzentrierter Salpetersäure zu relativ großen oft erneuerten Mengen 70 $^0/_0$igen Alkohols. Mit besserem Erfolg wandte ich sehr schwache Chromsäurelösungen an. Zu 1000 ccm 1 $^0/_0$iger Chromsäure setzte ich 50 Tropfen Salzsäure oder bis 30 Tropfen Salpetersäure zu. Diese Mischung wurde in der ersten Zeit unter täglichem Wechsel auf ein Viertel mit destilliertem Wasser verdünnt, später langsam fortschreitend bis auf höchstens $^1/_2$ gesteigert. Die durch bloße Anwendung von Chromsäure leicht hervorgerufene Brüchigkeit der Gewebe war bei Gebrauch jener Mischung nicht zu bemerken. Zum Einbetten wurde ausschließlich Paraffin genommen.

Als Färbemittel kamen vor allem Boraxkarmin, neutrales Karmin nach Hamann, sowie Hämalaun in Stückfärbung zur Anwendung. Stellenweise erwies sich Hämatoxylin in Verbindung mit Eosin als günstig. Sehr gut eignete sich für alle Gewebe, auch für die Kalkgrundsubstanz eine konzentrierte oder verdünnte wäßrige Thioninlösung, ebenfalls unter allenfallsiger Nachfärbung mit Eosin. Thionin gab stets noch brauchbare Resultate, wenn viele andre Färbemittel der vorausgegangenen Entkalkung wegen versagten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. Hubert Ludwig hier meinen besten Dank auszusprechen für die Überlassung des seltenen Materials und für seine liebenswürdige Bereitwilligkeit, mich jederzeit mit Rat und Tat zu unterstützen.

Einleitung.

P. H. Carpenter machte zuerst eingehendere Untersuchungen an *Pentacrinus decorus*, deren Ergebnisse in Bd. XI des Challengerwerkes niedergelegt sind. Er führt jedoch selbst verschiedentlich an, zur Erkenntnis des feineren Baues und Verlaufes mancher Organe sei das Material nicht in hinreichend gutem Zustande gewesen.

Zur allgemeinen Orientierung möchte ich zunächst auf die etwas umgeänderte Verkleinerung seiner Taf. LXII verweisen, Taf. III, Fig. 1.

Was die Benennung der Skelettteile des Kelches und der Arme anbetrifft, so verwende ich die von P. H. Carpenter in einer späteren Abhandlung (7) vorgeschlagenen Namen. In dem Challengerwerk (5) läßt er auf die den Boden des Kelches bildenden Basalia die Radialia I, II und III folgen. Von letzteren geht die erste dichotomische Teilung aus, die bei vielen Crinoiden die einzige bleibt. In dem 1890 erschienenen Aufsatz (7) belegt Carpenter die ehemals Radialia II und III genannten Kalkstücke mit dem Namen Costalia I und II. Verzweigen sich die Arme nun weiter, so heißen ihre Glieder bis zur folgenden Teilungsstelle, das sich teilende Glied eingeschlossen, Distichalia. Bei *Pentacrinus decorus* ist in der Regel noch eine dritte Spaltung vorhanden. Von der zweiten Teilung bis zu dieser letzten werden die Glieder als Palmaria bezeichnet. Weiterhin findet keine Verzweigung mehr statt, und die folgenden Glieder des Armes bis zur Spitze heißen Brachialia. Glieder, von denen eine dichotomische Teilung ihren Ausgang nimmt, werden axillare Glieder genannt.

Der Stiel zerfällt in Nodi, welche meist je fünf Cirren tragen, und in Internodia ohne solche.

Die Leibeshöhle des Kelches bildet bei *Pentacrinus decorus* ein zusammenhängendes Ganze, in welchem die Organe von bald stärkeren bald schwächeren Bindegewebssträngen gehalten und umsponnen werden. In diesen Bindegewebssträngen sind Kalkgebilde der verschiedensten Art enthalten, ähnlich, wie solche Ludwig (18) Taf. XVI Fig. 39, wiedergegeben hat.

Annähernd in der Mittellinie durchzieht das »drüsige Organ«, CARPENTERS »plexiform gland«, den Kelch von oben nach unten, um sich in den Stiel fortzusetzen. Diese Fortsetzung des drüsigen Organs bezeichne ich als Achsenstrang; LUDWIG gab diesen Namen bei *Antedon* der dorsalen Verlängerung des drüsigen Organs. Der Ausdruck P. H. CARPENTERS »central vascular axis of stem« birgt dagegen einen weiteren Begriff, da derselbe nicht nur die eigentliche Fortsetzung des drüsigen Organs, sondern auch die Ausläufer des gekammerten Organs darin zusammenfaßte (5), S. 107.

Im Bereiche der Basalia ist dem drüsigen Organ das in fünf Teile zerfallende gekammerte Organ rings angelagert, welches sich ebenfalls röhrenförmig in den Stiel verlängert. Endlich treffen wir in den Basalia noch das Zentralorgan, den Knotenpunkt des umfangreichen antiambulacralen oder dorsalen Nervensystems, von welchem starke Stränge ausgehen, die dorsal durch die Kalkteile des Kelches und der Arme verlaufen.

In der Mitte der Kelchdecke liegt die Mundöffnung, in der sich die Ambulacralfurchen der Arme vereinigen. Der Schlund geht fast senkrecht nach unten und macht mit seiner Fortsetzung, dem Darm, eine Drehung von links nach rechts. Nachdem der Darm in horizontaler Richtung den Kelch ringförmig durchlaufen hat, steigt er wieder nach oben, um im interradial liegenden After zu enden.

Unter dem Epithel der Mundöffnung bemerken wir die oralen Teile des Wassergefäß- und Blutgefäßsystems und das ambulacrale Nervensystem. Ein weiteres, von JICKELI (15) vom ambulacralen Nervensystem bei *Antedon rosaceus* unterschiedenes, ventrales oder orales Nervensystem, welches HAMANN (13) S. 72 später eingehender schilderte, habe ich bisher bei *Pentacrinus* nicht wahrgenommen.

Das für *Promachocrinus* und *Antedon* von P. H. CARPENTER (4 und 5) beschriebene »schwammige Organ«, welches er als besondern leicht durch dichtere Struktur kenntlichen Teil des labialen Blutgefäßgeflechts abtrennt, stellt er selbst bereits für *Pentacrinus decorus* in Abrede (5) S. 100, und auch ich habe vergebens nach ihm gesucht. Dagegen fand ich einen umfangreichen Komplex von Zellen, welcher dem oberen Teil des »drüsigen Organs« angelagert ist. Dieses Komplexes finde ich an keiner Stelle Erwähnung getan, jedoch glaube ich, daß er in einer Zeichnung P. H. CARPENTERS (5) Pl. LVII, Fig. 3, angedeutet sein soll.

Gut entwickelt ist das »labial plexus« genannte labiale Blutgefäßgeflecht, das mit dem oralen Blutgefäßsystem in Verbindung steht und zu den intervisceralen Teilen der Leibeshöhle Ausläufer sendet. Ich halte dasselbe mit Ludwig (18) S. 47 nur für einen modifizierten Teil des oralen Blutgefäßringes.

Den Bau der Arme fand ich, abgesehen von einer später zu berührenden Ausnahme, in der allgemeinen inneren Organisation im wesentlichen so, wie P. H. Carpenter (5) S. 88 ff., ihn schildert. Ich möchte daher auf das dort Gesagte verweisen.

I. Antiambulacrales Nervensystem.

1. Verlauf in Kelch und Armen.

Betrachten wir zunächst vom Zentralorgan ausgehend das antiambulacrale Nervensystem. Ludwig gab zuerst (18), Taf. XV, Fig. 38, ein Diagramm dieses Systems bei *Antedon rosaceus*; Hamann konstruierte (13) S. 65 ein ähnliches für die Gattungen *Antedon* und *Actinometra*.

Pentacrinus decorus weist manche Verschiedenheiten von den genannten auf, wie ein Vergleich jener Diagramme mit dem von mir gegebenen dartut. Vgl. umstehenden Holzschnitt.

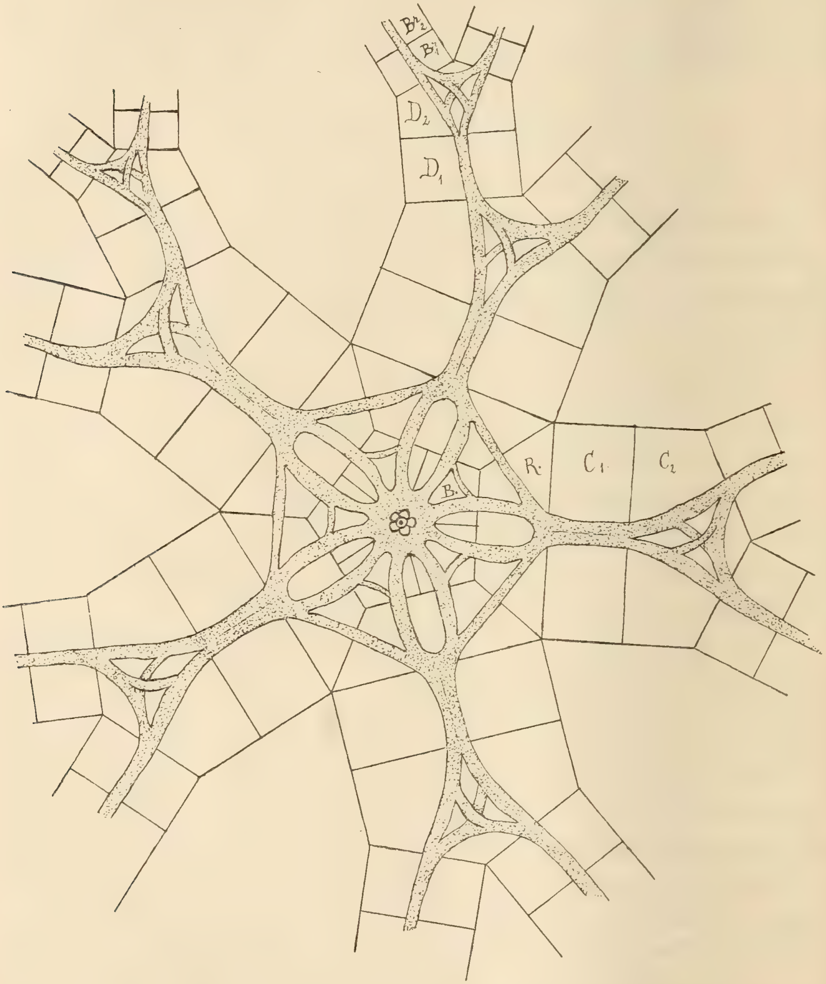
Das Zentralorgan selbst ruht knopfförmig in dem von den Basalia gebildeten Ring. In der Hauptmasse verlaufen seine Fasern von unten nach oben. In der Mitte wird es vom gekammerten Organ durchbrochen, das sich in den Stiel hinunterzieht.

Vom Zentralorgan gehen nun seitlich schräg nach oben hin zehn Aste aus, die, ein weniges divergierend, paarweise durch die Kalkgrundsubstanz der fünf Basalia verlaufen. Ehe sie diese verlassen, werden die beiden Stränge je eines Paares unter sich durch ein Connectiv verbunden, das nur etwa ein Drittel vom Durchmesser der Hauptäste besitzt. Letztere gehen zu je zweien parallel weiter durch die ersten Radialia, um sich an deren distalem Ende zu vereinigen. Die fünf Vereinigungspunkte werden durch einen sehr starken, horizontal verlaufenden Faserring miteinander verbunden. In den ersten Costalia finden wir nur einen Strang, der auf der Ober- und Unterseite meist eine mehr oder weniger flache Längsfurche aufweist, so daß ein Querschnitt durch denselben etwa Biskuitform hat.

In dem axillaren Costale II endlich treffen wir auf das Chiasma nervorum brachialium, dessen Bau bei *Antedon* Ludwig, Hamann und Perrier sehr eingehend geschildert haben.

Zunächst kann ich mit Gewißheit feststellen, daß ein erstes, bisher von andern nicht bestätigtes Transversal-Connectiv, welches

Perrier bei *Antedon* fand (21), T. IX, Pl. XVIII, Fig. 147 *cn* 1, bei *Pentacrinus* nicht vorhanden ist. Ferner vollzieht sich die Kreuzung der beiden eigentlichen Chiasmabündel erst sehr spät und in einem eher spitzen wie rechten Winkel. Hierdurch fällt sie erst in das



Gebiet des breiten transversalen Nervenzugs, während sie sich bei *Antedon* vorher vollzieht. Die beiden sich kreuzenden Stränge sind allgemein sehr viel stärker entwickelt wie bei *Antedon*. Man kann deutlich wahrnehmen, daß ein gegenseitiger Faseraustausch in ihnen auch bei *Pentacrinus* nicht stattfindet, vielmehr ein Strang quer über den andern wegläuft.

Bi- und multipolare Ganglienzellen finden sich in den Hauptästen nicht selten, im Chiasma selbst sind sie sehr vereinzelt, aber dann von bedeutender Größe, 0,012 bis 0,009 mm, und mit starken Fortsätzen versehen.

Außer den fünf in den axillaren Costalia II befindlichen Chiasmata finde ich keine weiteren erwähnt. Bei zehnarmigen Crinoiden sind sie naturgemäß die einzigen, welche vorhanden sein können. Die Zahl der Arme schwankt bei *Pentacrinus* von 10 bis 25; durchschnittlich teilen dieselben sich zwei- bis dreimal. Wie verhält sich bei diesen weiteren Teilungen der Nervenstrang?

Auf tangentialen Längsschnitten findet man in jedem axillaren Distichale und Palmare ebenfalls ein gut ausgebildetes Chiasma, dessen Dimensionen natürlich mit der Entfernung vom Kelch abnehmen. Die sich kreuzenden Stränge sind aber nicht, wie man erwarten sollte, um die Hälfte, sondern nur um etwa ein Drittel dünner, wie die des vorausgegangenen Chiasma. Nach Messungen an zwei Exemplaren betrug ihr Durchmesser durchschnittlich im:

Chiasma costale	0,118 mm
Chiasma distichale	0,076 mm
Chiasma palmare	0,049 mm

Auf Taf. XXIV des Challenger-Werkes (5) gibt Carpenter verschiedene Querschnitte durch die Basis eines Kelches von *Pentacrinus wyville-thomsoni* wieder, welchem *Pentacrinus decorus* sehr nahe steht. Er zeichnet dort Fig. 9 den horizontal durch die Radialia verlaufenden Faserring, aber keine Connective in den Basalia.

Vergleicht man das von mir gegebene Diagramm von *Pentacrinus decorus* mit den von P. H. Carpenter (5) konstruierten des *Rhizocrinus lofotensis* S. 253, des *Bathycrinus aldrichianus* S. 229, und mit dem von Hamann (13) S. 65 für die Gattungen *Antedon* und *Actinometra* festgestellten, so sieht man, daß das antiambulacrale Nervensystem der beiden ersten Arten ungleich einfacher gebaut ist, wie das von *Pentacrinus*. Bei beiden Arten geht in jedem Basale vom Zentralorgan nur ein Strang aus, der sich bei *Rhizocrinus* unmittelbar vor dem Verlassen der Basalia, bei *Bathycrinus* erst in den Radialia in zwei Äste spaltet. Dagegen teilt sich bei *Antedon* und *Pentacrinus* jeder Basalstrang sogleich nach dem Austritt aus dem Zentralorgan in zwei Stränge. Während diese aber bei *Pentacrinus* zu je zweien durch ein Connectiv verbunden sind und im übrigen paarweise parallel durch die Radialia verlaufen, fehlt bei

Antedon das Connectiv in den Basalia, und die zwei Stränge vereinigen sich beim Übergang in das Radiale, um als ein solider Strang weiter zu ziehen.

Allen genannten Familien kommt ein stark entwickelter Faserring in den Radialia zu. Bei *Rhizocrinus* liegt er zum kleineren Teile in den Basalia, wodurch seine Sternform zustande kommt; bei den andern liegt er stets ganz innerhalb der Radialia und hat die Form eines mehr oder minder abgerundeten Pentagons.

Einen Vergleich zwischen dem Verlauf der Faserstränge von *Antedon* und *Encrinus*, für welch letztere, auf dicyklischer Basis beruhende Gattung, Beyrich ein Diagramm konstruierte, zieht Ludwig (18), S. 66, und schließt von anatomisch-vergleichendem Standpunkt wichtige Bemerkungen an. Er kommt zu dem Schluß, daß der äußere Kreis der eigentlichen Basalia von *Encrinus* den Basalia von *Antedon* entspricht.

Was den Zweck der Connective und sonstigen Verbindungen der Nervenstränge anbetrifft, so scheint mir derselbe an erster Stelle in der Schnelligkeit von Reizübertragungen zu liegen. Ein auf einen Arm ausgeübter Reiz kann unmittelbar auf den benachbarten übertragen werden, ohne zuerst den Weg zum Zentralorgan und von dort zurück machen zu müssen.

Hinsichtlich des feineren histologischen Baues muß ich mich vollständig Perrier (21) und Hamann (13) anschließen. Der letztere beschreibt (13) S. 87 auch speziell den Bau der Armnerven von *Pentacrinus decorus*; ganze Tiere standen anscheinend nicht zu seiner Verfügung. Ich sehe hier von einer Schilderung des dorsalen Nervenstranges in den Armgliedern ab, da ich den Auseinandersetzungen Hamanns wesentliches nicht hinzuzufügen habe, um mich dem Faserverlauf im Stiele zuzuwenden.

2. Verlauf des Nervensystems im Stiel.

In Fig. 1 und 7*b* sehen wir, wie das Zentralorgan des antiambulacralen Nervensystems in seiner Mitte von sechs Röhren durchbrochen wird. In der mittleren Kammer verläuft der Achsenstrang; die äußeren fünf sind Fortsetzungen des gekammerten Organs.

Das ganze Bündel von Röhren wird im Stiel seiner Länge nach von einer ziemlich dicken Schicht meist senkrecht von oben nach unten verziehender Nervenfasern umhüllt. Große Ganglienzellen trifft man in dieser Schicht während des Verlaufs durch Internodien verhältnismäßig selten an; vereinzelte liegen am Außenrande. Ein

Belag stark färbbarer kleiner Kerne trennt in den Internodien fast überall die Faserschicht von der benachbarten Kalkgrundsubstanz der Stielglieder.

In den Nodien, oberhalb und unterhalb der Abgangsstelle der Cirrengefäße, gehen die peripherischen Fasern der Nervenschicht seitlich auseinander, ziehen in der Richtung auf die Gefäße hin und bilden auf diese Weise einen horizontalen Ring, wie Fig. 3 darstellt. In der Substanz dieses bald schwächer, bald stärker ausgebildeten peripherischen Ringes finden wir zahlreiche große bi- und multipolare Ganglienzellen. Einmal liegen sie in der Mitte zwischen je zwei Cirrengefäßen, dann aber vornehmlich auch unmittelbar neben der Ursprungsstelle der letzteren aus den Kammern. Im weiteren Verlauf bleiben die Cirrengefäße zunächst allseitig ganz gleichmäßig von der dem Ringe entstammenden Nervenschicht umhüllt (Fig. 4). Verlassen sie aber das Nodium, um in das erste, eigentliche Cirrusglied überzugehen, so rückt die Fasermasse mehr und mehr auf die Seiten, und oben und unten bleibt nur ein dünner Belag, wie das Fig. 5 zeigt. Derselbe verdickt sich wieder ein wenig an der Stelle, wo in jedem Cirrusgliede, von den vier Ecken der das Gefäß umhüllenden Schicht ausgehend, Nervenzüge zur Innervierung der Haut und der Gelenkverbindungen abgegeben werden.

3. Funktion des antiambulacralen Nervensystems.

Die Funktion des Zentralorgans und der von ihm ausgehenden dorsalen Stränge ist sehr verschieden beurteilt worden. W. B. Carpenter war der erste, der dem gesamten Komplex nervöse Natur beilegte und seine Meinung auch auf eine Reihe von interessanten Experimenten an lebenden Tieren der Gattung *Antedon* zu stützen suchte. Ludwig (18) S. 80 faßte dagegen das dorsale Nervensystem als unverkalkt gebliebenen Teil des skelettbildenden Gewebes mit Nährfunktion auf. Inzwischen wies P. H. Carpenter in den Strängen große Ganglienzellen nach und W. B. Carpenter trat nochmals in einer ausführlichen Abhandlung (9) für seine Ansicht ein. Jickeli (15) S. 367, Perrier (21) und Hamann (13) gaben nähere Einzelheiten über den Bau und die Verteilung der bi- und multipolaren Ganglienzellen an, und letzterer beschreibt auch S. 66, 67 die Struktur der feinen Fasern, um zu dem Schluß zu kommen, daß es echte Nervenfasern seien.

A. M. Marshall wiederholte (20) die Experimente, welche W. B. Carpenter an lebenden Tieren angestellt hatte und fügte eine bedeutende Anzahl neuer hinzu. Er kommt zu der Ansicht, daß das Zentralorgan und seine Verlängerungen das Hauptnervensystem bildeten. Das subepitheliale, ambulacrale Nervensystem scheint ihm nur sehr untergeordnete Bedeutung zu haben (op. cit. S. 35).

Demgemäß wird nunmehr der ganze Komplex fast allgemein als ausschließlich nervöser Natur angesehen. Allerdings sind in den Strängen keinerlei bindegewebige Elemente anzutreffen, aber dennoch kann ich ohne eine Einschränkung der eben genannten Auffassung nicht beipflichten.

P. H. Carpenter sagt selbst (5) S. 116: »I have no doubt whatever, that the axial cords are permeated by a nutritive fluid, which finds its way into the substance of the organic basis of the skeleton;« und ferner berichtet er von Zweigen, welche ihm überzugehen scheinen: »into the plexus of tissue forming the organic basis of the skeleton«. Das nicht seltene Vorkommen solcher Zweige kann ich nur bestätigen. — Mitunter gehen vornehmlich vom dorsalen Armstrang rasch sich verjüngende Ausläufer aus, deren feinste Enden fern von Muskeln oder ähnlich gebauten Fasern im Kalkgrundgewebe verlaufen. Sie besitzen stellenweise eine dünne Decke von kleinen Kernen, dagegen mangeln ihnen große Ganglienzellen gänzlich. Fig. 6 gibt dies Verhalten wieder. Vergebens versuchte ich diese Ausläufer bis an die Haut oder wenigstens bis in deren Nähe zu verfolgen.

Häufiger noch und besser sind derartige Abzweigungen in den oberen Teilen des Stieles wahrzunehmen, in welchen die Neubildung weiterer Kalkglieder vor sich geht, wo also die Frage der Ernährung eine bedeutende Rolle spielt. Sie gehen innerhalb des Stieles von dem Nervenstrang aus, der die Cirrengefäße umhüllt, und zwar meist unter einem rechten Winkel nach oben oder unten. Diese Ausläufer verjüngen sich kaum wahrnehmbar und durchziehen weithin die Grundsubstanz fast stets ohne sich zu verzweigen. Sie sind von zahlreichen Kernen begleitet und stellenweise mit winzigen stark tingierbaren Körnchen übersät, deren Natur mir einstweilen zweifelhaft erscheint, die ich aber jedenfalls für ein Coagulum halten möchte. Auch P. H. Carpenter fand solches häufig in den Nervensträngen (5) S. 116. Die Fasermasse der Ausläufer ist gering entwickelt, aber unverkennbar vorhanden. Ganglienzellen habe ich an oder in diesen Zügen niemals zu Gesicht bekommen.

Da mir in den genannten Fällen eine Innervierung sensitiven oder motorischen Charakters ausgeschlossen scheint, halte ich eine trophische Nebenfunktion der Stränge für sehr wahrscheinlich.

Hamann wies bereits aufs bestimmteste (13) S. 68 die Behauptung von Vogt und Yung zurück, es stellten die Nervenstränge bei *Antedon rosaceus* mit geronnener Flüssigkeit erfüllte Röhren von weitem Lumen dar (25) S. 560, Fig. 277. Für *Pentacrinus* kann ich nur nochmals mit P. H. Carpenter (5) S. 113 ff. feststellen, daß es sich lediglich um solide Faserstränge handelt, die weder Hohlräume noch Scheidewände aufweisen.

II. Das »gekammerte Organ« und die Cirrengefäße.

Eine Zusammenfassung der Ansichten der verschiedenen Forscher über das gekammerte Organ von *Antedon* gibt Hamann (13) S. 101. Bei *Pentacrinus decorus* besteht es aus fünf Kammern oder richtiger Röhren, welche sich nach unten verengen und in den Stiel fortsetzen, nach oben hin den Achsenstrang und weiterhin das »drüsige Organ« (Dorsalorgan) umfassen, um bald blind zu endigen.

Verfolgen wir Gestaltung und Verlauf an der Hand der Abbildungen. Fig. 7*a* zeigt einen Querschnitt im Stiel. Fünf Röhren liegen mit ihrer Außenwandung im Kreise seitlich aneinander und bilden in der Mitte eine sechste Kammer, in welcher der Achsenstrang verläuft. Figur *b* und *c* zeigen, wie weiter oberhalb, bei Übergang in den Kelch, die Kammern an Größe zugenommen haben und bereits von der Fasermasse des eigentlichen Zentralorgans umhüllt sind. Die folgende Zeichnung *d* gibt einen Querschnitt in Höhe des in den Basalia befindlichen Nervenconnectivs wieder. Der Kelch hat sich hier erweitert und seine Höhlung ist von kalkführendem Bindegewebe nach allen Richtungen durchzogen, welches an die Außenwände der fünf Kammern herantritt. Letztere haben sich voneinander getrennt und vom Achsenstrang etwas entfernt. Später nähern sie sich der Mitte wieder, jede Kammer verjüngt sich rasch, und ihre Wandung geht in das Cölomepithel über, welches das drüsige Organ umhüllt. Ihr Hohlraum dagegen findet keinerlei Fortsetzung, weder im drüsigen Organ, noch in der Leibeshöhle, wird vielmehr durch feines Bindegewebe nach oben abgeschlossen (Fig. 7*g*).

Bei *Antedon* fand W. B. Carpenter (8) S. 219, ventralwärts eine Öffnung in jeder Kammer und brachte letztere daher mit der Leibeshöhle in Verbindung. Ludwig beobachtete Kanäle, welche sich den ventralen Öffnungen W. B. Carpenters anschlossen, um zum Achsenstrang, bzw. drüsigen Organ hinzuziehen (18) S. 63 und Fig. 21. Ebenso hält P. H. Carpenter (5) S. 104 das gekammerte Organ für fünf Radiärgefäße, welche sich verbreitern und mit dem drüsigen Organ in enger Beziehung stehen. Perrier (21) S. 24 ff. verfolgte die allmähliche Entwicklung des gekammerten Organs bei *Antedon rasaceus* und kommt zu dem Schlusse, dasselbe bilde einen geschlossenen Raum, der sich nicht in das drüsige Organ fortsetze. In gleichem Sinne spricht sich Hamann (13) S. 103 aus: »Es gehen von dem eigentlichen gekammerten Organ fünf blindgeschlossene röhrenförmige Hohlräume ab, welche neben dem axialen Strang verlaufen, um bald blind zu endigen, wie ich mit größter Sicherheit aussprechen kann (Taf. VII, Fig. 1).«

Bei *Pentacrinus decorus* habe ich in den Wandungen des gekammerten Organs keinerlei Öffnungen gefunden, auch fehlen die bei *Antedon* nach oben hin sich erstreckenden röhrenförmigen Verlängerungen oder Kanäle; vielmehr endet das Organ fast unmittelbar nachdem es seine größte Breite erlangt hat. Dieser Unterschied von *Antedon* ist offenbar nur quantitativer Art, indem eine Verkürzung der Röhren oder Kanäle bei dieser Art zu der Form des Organs führen würde, wie wir sie bei *Pentacrinus* angetroffen haben. Wahrscheinlich wird bei letzterem eine solche Verlängerung nach oben unterdrückt durch das die ganze Kelchhöhle erfüllende Bindegewebe, welches bei *Pentacrinus* ungleich stärker wie bei *Antedon* entwickelt ist.

Im obersten Teile der Kammern bemerkt man im Innern von Wand zu Wand ziehend unverkalktes, feinfaseriges Bindegewebe. Außerdem findet man überall im Innern zerstreut zahlreiche, große, tiefdunkle Körner von amorpher Gestalt. Dieselben bilden ein nicht zu verkennendes Merkmal für alle zum gekammerten Organ gehörigen Teile. Nirgends sonst sind derartige Gebilde anzutreffen, weder in benachbarten Teilen des drüsigen Organs, noch im umgebenden Bindegewebe der Leibeshöhle. Dies scheint mir ein Beweis mehr dafür zu sein, daß die Kammern ein in sich geschlossenes Ganze bilden. Auch Perrier (21) S. 24 ff. stellte ähnliche Körner bei *Antedon rosaceus* fest, und sagt, er habe sie ausschließlich auf das gekammerte Organ beschränkt gefunden, was demnach vollständig mit meinen Beobachtungen in Einklang steht.

In den Nodien des Stiels geht von jeder Kammer des Organs, bzw. seiner Verlängerung, ein Gefäß in die Cirren ab. Einen Teil eines horizontal durch ein Nodium geführten Schnittes gibt Fig. 8 wieder, einen Teil eines Vertikalschnittes Fig. 9. Die Fortsetzungen der Kammern nehmen in den Nodien etwas an Umfang zu. Ihre distale Wandung biegt nach außen hin aus und zeigt eine länglich ovale Öffnung, den Beginn der Cirrengefäße. Das Epithel der Kammern setzt sich in letztern ringsum fort und kleidet ihre Innenwand aus.

Jedes Gefäß wird von einem horizontal durch die Mitte laufenden Septum in eine obere und eine untere Hälfte geteilt. Das Septum bildet sich von der proximalen Kammerwand her und durchquert die Kammer. Es besteht aus einer sehr feinen Bindegewebslage, die beiderseits mit einem epithelartigen Belag von Zellen versehen ist. Seine Dicke schwankt zwischen 0,0048 und 0,0067 mm. Muskelfasern habe ich nicht in ihm gefunden. — Zu Anfang zeigen die Cirrengefäße im Querschnitt eine länglich ovale, von oben nach unten gestreckte Form, runden sich aber bald ab. Mit dem Achsenstrang stehen sie bei *Pentacrinus decorus* in keinerlei Beziehung.

Unter den mir vorliegenden Exemplaren befand sich eines mit stark verkümmerter fünfter Kammer. Demgemäß hatten sich an jedem Nodium nur vier Cirren entwickelt. Selbst die Gelenkgrube zur Aufnahme des ersten Cirrusgliedes, die bei *Pentacrinus* im allgemeinen stark ausgebildet ist, war an der fünften Seite kaum wahrzunehmen.

Für Erkenntnis der noch immer fraglichen Funktion des gekammerten Organs, das Hamann mit Bury seiner Entstehung nach als Enterocölraum ansprechen möchte (13) S. 107, wäre es von Bedeutung, zu wissen, wie es sich im letzten Stielgliede verhält. Da bei allen mir zur Verfügung stehenden Tieren der Stiel weiter oberhalb abgebrochen war, konnte ich nicht feststellen, ob die Kammern an ihrem unteren Ende gleichfalls geschlossen sind, oder ob sie mit der Umgebung in freier Kommunikation stehen. Letzteres scheint mir weniger wahrscheinlich, da auch bei *Antedon* und *Actinometra* das gekammerte Organ, abgesehen von den Ausgängen der in die Cirren führenden Gefäße, nach unten hin geschlossen ist, wie Hamann (13) S. 104 mitteilt.

Cuénot (10), Bosshardt (3) S. 105 und andre berichten, daß die Bewegungen der Cirren von *Antedon* sehr zögernd und langsam erfolgen und dieselben sich in dieser Beziehung in weitgehender Weise von denjenigen der Arme unterscheiden. Im vollen Gegensatz hierzu erwähnt A. Agassiz von einer Anzahl *Pentacrinus*, die er während einiger Stunden lebend hielt: »They use the cirri more rapidly, then the arms and use them as hooks, to catch hold of neighbouring objects . . . .« — Weitere Angaben über die Bewegungen der Cirren bei den gestielten Crinoiden liegen meines Wissens nicht vor.

III. Das »drüsige Organ« (Dorsalorgan).

1. Der Achsenstrang.

In der Röhre, welche in der Mitte des kalkigen Stieles liegt, und die von den fünf Kammern des gekammerten Organs gebildet wird, befindet sich ein langer dünner Strang, P. H. Carpenters axis of stem im engeren Sinn, den ich nach Ludwig als Achsenstrang bezeichne. Seine Fortsetzung im Kelch bildet das drüsige Organ. Genauere Einzelheiten finde ich bei P. H. Carpenter über den Bau dieses Stranges nicht angegeben. Er rechnet ihn anscheinend zum gekammerten Organ und sagt nur (5) S. 107, derselbe bilde in den Stielteilen »a singular vessel (5) Pl. XXIV, fig. 2—5 *V*.

Bei den mir vorliegenden Exemplaren von *Pentacrinus* beträgt der Durchmesser des Achsenstrangs etwa 0,009—0,0165 mm, und zwar verjüngt er sich nicht nach unten hin, sondern hat, soweit ich ihn durch den Stiel verfolgen konnte, überall annähernd gleichen Umfang. Er setzt sich aus ursprünglich kugeligen Zellen zusammen, die sich seitlich gegeneinander abplatten. Fig. 11 bringt einen Quer-, Fig. 10 einen Längsschnitt. Man bemerkt auf ersterem eine einreihige, ringförmige Zellschicht, welche in der Mitte ein unregelmäßig gestaltetes, stets sehr kleines Lumen freiläßt. Die Zellgrenzen sind nur undeutlich zu erkennen. Der Zellinhalt ist fein granuliert, wie auch der Inhalt der Kerne. In letzteren befinden sich meist noch größere Körnchen, deren Zahl schwankend ist. Die Gestalt der Kerne ist länglich oval. Sie lagern sich im allgemeinen gegen das innere Lumen hin. Ihre Größe bewegt sich zwischen 0,0011 · 0,0031 und 0,002 · 0,0043 mm.

Der Achsenstrang hängt seiner ganzen Länge nach frei in dem von den Fortsetzungen des gekammerten Organs gebildeten Raume; es ist mir wenigstens nicht gelungen, Fasern oder bindegewebige Stränge zu finden, die an ihn seitlich von den Kammerwänden her herantreten. Ebensowenig fand ich in diesem Raume die oben erwähnten für das gekammerte Organ bezeichnenden dunkeln Körner; es scheint demnach auch im Stiel keine Kommunikation zwischen den Fortsetzungen des gekammerten Organs und der Röhre des Achsenstrangs zu bestehen.

2. Das eigentliche »drüsige Organ«.

Schon ehe der Achsenstrang in den Kelch übergeht, hat sich sein Umfang etwas vergrößert. An Stelle der einfachen Zellreihe treten mehrere Schichten. In diesen bilden sich Faltungen, so daß das innere Lumen halbmondförmig wird (Fig. 7 *d*). Weiter nach oben hin kann man zwei, vier und mehr Lumina erkennen. Es kommt sehr bald zur Bildung einer größeren Zahl von Schläuchen, die sich im weiteren Verlauf verzweigen und in ihrer Gesamtheit kleine Krümmungen machen. In Höhe der Darmwindung finden sich dann häufig **S**- und **U**-förmige seitliche Ausbiegungen einzelner Schläuche, die sich regellos durcheinander schlingen. Sie bedingen den verwickelten Aufbau des drüsigen Organs, dessen Zusammensetzung bei *Antedon* nach PERRIER (21) Pl. XX, Fig. 162, einfacher zu sein scheint. Die allgemeine Richtung der Schläuche ist auch bei *Pentacrinus* von unten nach oben, doch gehen nicht selten in horizontaler Richtung kürzere Ausläufer ab, welche bald blind endigen. Ob alle Schläuche miteinander kommunizieren, ist mir zweifelhaft geblieben; für eine beschränkte Anzahl kann man auf günstigen Längsschnitten einen Zusammenhang nachweisen.

Solange die Schläuche im Boden des Kelches nicht sehr zahlreich sind, treten sie zu einer bald kreisförmigen, bald mehr eckigen Röhre zusammen, deren ziemlich weites Lumen von einem Netzwerk von zartem Bindegewebe durchquert wird (Fig. 7 *g* und *h*). Die zunehmende Zahl der Schläuche läßt das Lumen bald enger werden; das Bindegewebe verschwindet. An seiner umfangreichsten Stelle, die bei *Pentacrinus* zwischen der Darmwindung liegt, setzt sich das drüsige Organ folgendermaßen zusammen: Außen gegen die Leibeshöhle hin treffen wir zunächst das umhüllende Cölomepithel; nach innen zu folgt die Masse der teils quer-, teils längsgetroffenen Schläuche. Ungefähr in der Mitte dieser ziemlich kompakten Masse findet sich ein freies Lumen, von VOGT und YUNG (25) S. 562 »leere Achse« genannt. Gegen diese ist die Gesamtheit der Schläuche wiederum durch ein mit dem Cölomepithel übereinstimmendes Epithel begrenzt. Ich möchte nach allem die »leere Achse« als einen abgekapselten Teil der Leibeshöhle betrachten, eine Ansicht, die allerdings nur durch entwicklungsgeschichtliche Arbeit mit voller Sicherheit bewiesen werden kann. Bindegewebe ist sehr spärlich zwischen den einzelnen Schläuchen vorhanden, vor allem im untersten Teil des drüsigen Organs. An keiner Stelle fand ich die Schläuche ganz von dichtem Bindegewebe umhüllt, wie das HAMANN (13) S. 114, und Taf. IX, Fig. 4, 5, 12 und 13 von *Antedon* darstellt; nur eine feinfaserige bindegewebige Membran mit spärlichen Kernen umzieht bei *Pentacrinus* jeden Schlauch nach außen hin, wie das durch meine Fig. 13 veranschaulicht ist.

Ziemlich weitgehende Übereinstimmung herrscht bei beiden Gattungen im Bau der Schläuche selbst. Die zylindrischen Zellen, aus welchen die Wand der letzteren gebildet wird, erscheinen, abgesehen von ihrer viel bedeutenderen Größe, den Zellen des Achsenstranges ähnlich. Sie werden bis 0,042 mm hoch, bei einer durchschnittlichen Breite von 0,016 mm. Die Kerne liegen im allgemeinen mehr der Außenseite des Schlauches zu. Die Substanz der Zellen zeigt eine feinere, die der Kerne eine gröbere Körnelung. In den oberen Teilen des drüsigen Organs trifft man im Innern der Schläuche mitunter feines Gerinnsel an, was mir auf einen Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem hinzudeuten scheint.

3. Der dem drüsigen Organ angelagerte Zellkomplex.

Verfolgen wir das drüsige Organ von seiner breitesten Stelle an weiter nach oben hin, so treffen wir sehr bald auf einen merkwürdigen Komplex von Zellen, den ich nirgendwo erwähnt oder beschrieben finde. Der Umfang desselben schwankt bei den einzelnen Tieren ziemlich bedeutend; seine Form bleibt im allgemeinen annähernd die gleiche. Eine Andeutung dieses Komplexes glaube ich nur bei P. H. Carpenter (5) Pl. LVII, Fig. 3 zu finden. Er rechnet ihn offenbar zu seinem »labial plexus« und läßt das mit *gv* bezeichnete Genitalgefäß aus ihm entspringen.

Die erwähnte Zellmasse bildet eine mehr oder weniger umfangreiche, ovale, stark ausgebuchtete Scheibe von verschiedener Dicke, die sich mit ihrem unteren Rande und den Seitenrändern meist vertikal an das drüsige Organ anlegt. Ventralwärts, in der Nähe der Mundöffnung jedoch, hängt sie mit den Endausläufern des drüsigen Organs nicht zusammen. Letzteres bildet also mit dem Zellkomplex einen oben offenstehenden Sack. Im Innern desselben treffen wir vereinzelte, schwach entwickelte, unverkalkte Bindegewebsstränge und eine große Anzahl feinerer Blutgefäße an. Die Wiedergabe eines Längs- und eines Querschnittes, Fig. 15 und Fig. 14, verdeutlicht das Verhalten der einzelnen Teile.

P. H. Carpenter schildert (5) S. 100 das labiale Blutgefäßgeflecht, labial plexus, welches mit dem oralen Blutring in Verbindung steht und sich aus einer Menge feiner und feinster Röhren zusammensetzt. Von einem Teile desselben treten Gefäße von oben her in den Sack ein und wenden sich nach allen Seiten zu den Innenwänden; einerseits münden sie an Stellen des drüsigen Organs, anderseits in den erwähnten Zellkomplex. Stellenweise sind sie in solcher Anzahl vorhanden, daß fast der ganze Innenraum des Sackes ausgefüllt ist. Ob diese Blutgefäße mit den Schläuchen des drüsigen Organs in direkter Verbindung stehen, konnte ich nicht mit Gewißheit feststellen, halte es aber für sehr wahrscheinlich; daß sie aber in das spärlich vorhandene umgebende Bindegewebe eindringen und sich dort verzweigen, habe ich mit Sicherheit wahrgenommen. Dagegen bestreitet HAMANN (13) S. 114, entschieden ein Eintreten der Blutflüssigkeit in die Lumina der Schläuche bei *Antedon*, um dann fortzufahren: »sie kann höchstens in der Bindesubstanz des Organs ihren Verlauf nehmen, doch habe ich sie auch hier nicht beobachten können«.

Mit Gewißheit gelang es mir ferner, mich davon zu überzeugen, daß die zu dem fraglichen Zellkomplex gehenden zahlreichen Blutgefäße in diesen eintreten. Betrachten wir den Bau desselben etwas genauer. Sein Außenepithel setzt das des drüsigen Organs unmittelbar fort und zeigt die gleichen Zellelemente; sie sind bald mehr kubisch, bald etwas abgeflacht und besitzen deutliche Kerne. Unter dem Epithel verlaufen stellenweise in verschiedenen Richtungen bindegewebige Gefäße. Weiter nach innen folgt ein solides Polster von ziemlich großen, dicht zusammenschließenden Zellen, wie Fig. 16 zeigt. Dieselben sind rundlich bis polygonal gegeneinander abgegrenzt. In der Mitte der Scheibe befinden sich größere, rings nach dem Rande zu kleinere Zellen. Sie färben sich etwas weniger intensiv, wie die Elemente des drüsigen Organs. Ihre Kerne sind von verhältnismäßig bedeutender Größe.

Die Größe des gesamten Zellkomplexes, der auf etwas dickeren Schnitten schon mit bloßem Auge leicht kenntlich ist, schwankt sehr erheblich; im allgemeinen findet man ihn bei weiblichen Tieren ein wenig stärker ausgebildet wie bei männlichen. Der am kräftigsten entwickelte hatte nach meinen Messungen eine durchschnittliche Dicke von 0,077 mm; seine Breite betrug 1,058, seine größte Länge 2,414 mm. Einer der kleineren Komplexe hatte dagegen nur 0,048 mm Dicke, 0,73 mm Breite und etwa 1,54 mm Länge. Ebenso verschieden der Größe nach verhielten sich die Elemente, welche das aus 8—14 Zellreihen bestehende Polster bildeten. Bei einem sehr gut konservierten weiblichen Exemplar ließ eine Eisenhämatoxylinfärbung genaue Messungen zu. Demnach bestimmte ich die Größe einzelner Zellen und ihrer Kerne auf:

Zelle	Kern
0,0076 mm	0,0037 mm
0,0078 »	0,0035 »

Zelle	Kern
0,0095 mm	0,005 mm
0,0103 »	0,0062 »
0,0109 »	0,0068 »
0,0112 »	0,0068 »
0,0132 »	0,007 »
0,0184 »	0,0088 »
0,0187 »	0,0091 »

Aus der Mitte der Außenfläche der Scheibe geht ein Gefäß von beträchtlichem Durchmesser hervor. Es verläuft in Richtung auf die Kelchdecke hin und hält sich meist zunächst in der Nähe des Schlundes, um sich später mit Genitalgefäßen in Verbindung zu setzen. Dasselbe ist aus einer ziemlich starken Bindegewebsschicht gebildet und zeigt ein deutliches Außenepithel. Auch im inneren Lumen finden sich mitunter sehr feine Bindegewebsstränge; ob diese bereits hier eine besondere Innenröhre bilden, wie das in den Genitalsträngen der Fall ist, oder nur von Wand zu Wand ziehen, ist mir sehr zweifelhaft geblieben. Helleres und dunkleres Gerinnsel trifft man in dem Gefäß sehr häufig an.

Der Zellkomplex setzt sich nach oben hin bis unterhalb des Integuments der Kelchdecke fort. Seine Dicke nimmt langsam ab. Neben der Mundöffnung angelangt macht er eine fast rechtwinklige Biegung und steht als sehr feiner Strang anscheinend mit dem zwischen dem ambulacralen Nervensystem und dem Wassergefäßsystem verlaufenden oralen Blutgefäßring in engerer Verbindung.

Diesen bei *Pentacrinus decorus* dem drüsigen Organ angelagerten Zellkomplex halte ich nun für den Bildungsherd der Urkeimzellen, eine Meinung, die ich in den folgenden Abschnitten ausführlicher zu begründen hoffe. Zugleich möchte ich zeigen, daß Blutgefäßsystem und Genitalgefäßsystem in engem Zusammenhang miteinander stehen. Ich wende mich zu diesem Zweck an erster Stelle der Anordnung und dem Bau der Generationsorgane in den Armen zu, da derselbe dort am deutlichsten erkennbar ist.

IV. Die Generationsorgane.

1. Bau und Verlauf der Genitalstränge in den Armen und Pinnulae.

Bei P. H. Carpenter (5) S. 110 finde ich folgende Bemerkung: ». . . . The ovaries of the *Pentacrinidae* are likewise long and fusiform, some of them appearing to present somewhat anomalous characters. For in some sections, which were made for Sir WYV. THOMSON by Dr. STIRLING, the ovary appears in the arm, occupying the usual position between the subtentacular and the coeliac canals, where the steril genital cord is normaly found. This is also the case in the lower parts of the arms of *Holopus rangi*, Pl. V, *c*, fig. 2, but I have not yet succeeded in discovering, which species of *Pentacrinus* or *Metacrinus* is distinguished by this peculiarity; for the sections above mentioned were not labelled with any name or reference number. I have cut sections of the arms of all the more common *Pentacrinus*, but in none of them have I found any such departure from the type of the ordinary *Antedon* as is presented by the ovaries of this unknown species.«

LANG, (16) S. 1090, nimmt wohl auf diesen Passus bezug, wenn er einer ausnahmsweisen Reifung von Gonaden im Arme einer unbekannten Art Erwähnung tut.

Pentacrinus decorus ist nach allen von mir untersuchten Exemplaren getrenntgeschlechtlich und zwar bargen die Arme in ihrem ganzen Verlauf nahezu reife männliche oder weibliche Geschlechtsprodukte, ja bereits in den meisten Kelchscheiben waren solche vorhanden. Ich kann daher eine Anormalität nicht annehmen, halte vielmehr den Zeitpunkt des Fanges der mir vorliegenden Tiere für besonders günstig gelegen. Gehen wir im folgenden näher auf die Einzelheiten ein.

In dem zwischen Dorsal- und Ventralkanal befindlichen Genitalkanal — ich wähle die Bezeichnungen, die LUDWIG (18) einführte, — verläuft ein dünnwandiger Schlauch, der ein weites Lumen besitzt. Derselbe wird durch bald stärkere bald schwächere Bindegewebsstränge in der Mitte des Genitalkanals aufgehangen. In diesem Schlauch befindet sich ein engerer mit sehr feiner Wandung. In dem Stadium der Geschlechtsreife, in welchem die von mir untersuchten Tiere sich befanden, erfüllte der innere Schlauch fast das ganze Lumen des äußeren. Die Außenwand des inneren Schlauches liegt dann zum weitaus größten Teile der Innenwand des äußeren Schlauches an, so daß sie oft sehr schwer erkennbar ist. Nur nach oben zum Ventralkanal hin bleibt ein freier Raum zwischen den Wandungen, dessen Durchmesser bei vorgeschrittener Entwicklung der Keimzellen etwa ein Viertel des Ganzen beträgt. Die Fig. 17, 18 und 19 geben hiervon ein Bild.

Bereits LUDWIG, dem wir die ersten genauen Beobachtungen über den Bau der Generationsorgane von *Antedon* verdanken, hielt den äußeren Schlauch, welcher die eigentliche Genitalröhre umschließt, für zum Blutgefäßsystem gehörig und bezeichnete ihn als Genitalgefäß oder Genitalschlauch (18) S. 30 ff. Andrer Ansicht ist HAMANN (13) S. 117 und 118, der ein Vorhandensein von Blutflüssigkeit im Genitalschlauch der Crinoiden in Abrede stellt und keinen Zusammenhang mit den Blutlakunen der Scheibe auffand. Ich muß entschieden LUDWIG beipflichten. Fast regelmäßig fand ich bei *Pentacrinus* feine Körnchen, Gerinnsel, Reste von Blutserum in den Genitalgefäßen, wie das aus den Figuren ersichtlich ist. Ferner ist der Bau derselben dem der echten Blutgefäße gleich. Die dünne, aus bindegewebigen Längsfasern gebildete Wand ist von einem feinen Außenepithel überzogen, dessen Kerne ziemlich dicht aneinanderlagern und scharf hervortreten. Endlich stehen die Genitalgefäße des Kelches in enger Beziehung zu dem labialen Blutgefäßgeflecht, wie wir weiter unten sehen werden.

Ringmuskeln, wie sie LUDWIG bei *Antedon* (18) S. 31 erwähnt, habe ich in der Wandung der Gefäße nicht gefunden. Auch ist bei *Pentacrinus decorus* die Genitalröhre nicht im Genitalgefäß durch feine, spindelförmige Fasern aufgehangen, wie LUDWIG (18) Taf. XIII, Fig. 14 von *Antedon* darstellt, sondern sie liegt, wie oben gesagt, zum größten Teil der Innenwand des Gefäßes an.

Die Genitalröhre besteht aus einer sehr schwachen mit kleinen zerstreuten Kernen versehenen einfachen Bindegewebslamelle. In ihrem Innern befinden sich Samen- oder Eizellen, und zwar trifft man in einem Arme im allgemeinen zwei sehr verschiedene Stadien der Eizellen an, umfangreiche Zellen von etwa 0,135 mm und gering entwickelte von rund 0,028 mm Durchmesser. Es wäre denkbar, daß letztere zu Nahrungszwecken resorbiert werden, jedoch könnten diese kleineren Keimzellen auch eine später folgende Generation bilden, da ich direkte Verfallstadien an ihnen nicht konstatieren konnte. In weiter distal liegenden Teilen der Arme und in den Pinnulae finden sich meist nur Eier einer Größe vor. Weder in den Pinnulae, noch in Armen oder Kelch findet sich eine Follikelbildung, wie PERRIER für *Antedon rosaceus* (21) Pl. 19, Fig. 156 und 157 angibt.

Vollkommen reife Eier, d. h. solche, deren Keimbläschen verschwunden war, und die bereits Richtungskörperchen ausgestoßen hatten, wie HAMANN (13) S. 121 und Taf. XII, Fig. 4*a* von *Antedon eschrichti* beschreibt und zeichnet, waren bei meinen Exemplaren noch nicht vorhanden. Die weiter unten folgende Tabelle läßt aber erkennen, wie das Keimbläschen im Verhältnis zu der ganzen Eizelle in den Brachialia höherer Ordnung an Größe abnimmt. Die in der Entwicklung vorgeschrittenen Eier zeigen fast stets im Keimfleck zwei bis fünfzehn stark lichtbrechende Körnchen, wie das Ludwig bereits von *Antedon* erwähnt (18) S. 35.

In den Pinnulae erleidet der Genitalstrang bei allen von mir zerlegten Tieren keine Veränderung; höchstens wird das Lumen des Genitalgefäßes noch mehr reduziert, da die Genitalröhre zuweilen etwas an Umfang zunimmt. Eine Ausbauchung oder Anschwellung der Pinnulae bestand weder innerlich noch äußerlich. Leider ist es mir auch bisher trotz zahlreicher, in jeder Richtung geführter Schnitte nicht gelungen, präformierte Öffnungen oder Anlagen zu solchen für den Austritt von Geschlechtsprodukten zu finden. So blieb mir die Art und Weise der Eiablage von *Pentacrinus* fraglich. In den Pinnulae durchzieht der Genitalstrang in der Regel nur die ersten zwei oder drei, seltener vier proximalen Glieder, und zwar besitzt er im ersten und zweiten Gliede im allgemeinen den größten Durchmesser. Dann verjüngt er sich stetig und läuft bei männlichen Tieren in eine Spitze aus, die durch Bindegewebe von den Wänden des Genitalkanals her gehalten wird. Bei weiblichen Exemplaren ist das Ende des Stranges mehr abgerundet und gleichfalls von Bindegewebe gehalten.

In den Armen scheint der Genitalstrang meist nur bis zum acht- oder zwölftletzten Brachiale zu reichen. Genaues hierüber ist schwer festzustellen, da die letzten Brachialia meist abgebrochen sind; der Strang findet seinen Abschluß wie in den Pinnulae.

Unterziehen wir nunmehr die Generationsorgane der männlichen Tiere einer näheren Betrachtung und werfen wir nochmals einen Blick auf die Fig. 18 und 19, welche einen Längs- und einen Querschnitt durch einen Teil eines Armes zeigen, der männliche Keimzellen enthält. Auch hier wird das Lumen des die Genitalröhre umhüllenden Genitalgefäßes nur ventralwärts freigelassen; fast drei Viertel des letzteren werden durch die Genitalröhre ausgefüllt. Der Durchmesser derselben schwankt in den Armen zwischen 0,065 und 0,112 mm. Die Größe der männlichen Keimzellen beträgt 0,002 bis 0,004 mm. Sie zeigen in jüngeren Stadien in der Mitte einen ziemlich großen Kern, der sich bedeutend dunkler färbt, wie das ihn umgebende Plasma. Die bereits weiter entwickelten Spermatozoen waren nur als runde dunkle Körner sichtbar, an denen ich fadenförmige Fortsätze nicht bemerken konnte.

Leistenförmige Vorsprünge der inneren Fläche der männlichen Genitalröhre, die bei *Pentacrinus decorus* gleich der weiblichen nur von einer dünnen Bindegewebslamelle ohne Innenepithel gebildet wird, sind nicht vorhanden. Ludwig (18) S. 36 schildert diese Vorsprünge in den Testikeln der Pinnulae von *Antedon eschrichti* und illustriert die Beschreibung durch die Fig. 48 und 49 auf Taf. XVII.

Wenig abweichend hiervon beschreibt Ed. Perrier (21) den Bau der männlichen Genitalröhren in den Pinnulae von *Antedon rosaceus*: ». . . . Le testicule lui même est formé d'un grand nombre de colonnes de cellules, colonnes cylindriques, ou légèrement renflées en massue, et donc la base est presque exactement circulaire. Ces colonnes résultent d'une invagination en doigt de gant de l'épithelium testiculaire . . . .«

Bei *Pentacrinus* ist, wie gesagt, der Bau der männlichen Generationsorgane sowohl in den Armen wie in den Pinnulae dem der weiblichen gleich. Die männlichen Keimzellen liegen dichtgedrängt regellos rings neben der einfach gebauten Wandung und lassen nur zuweilen in der Mitte der Genitalröhre ein kleineres oder größeres Lumen frei, wie aus Fig. 19 ersichtlich ist.

2. Der Genitalstrang beim Übergang der Arme in den Kelch.

Gehen wir nun zu den Teilen des Armes über, welche proximal, d. h. näher am Kelch gelegen sind, wie die eben geschilderten Partien, also etwa zu den ersten Brachialia. Im allgemeinen trifft man hier in der Genitalröhre kleine Strecken ohne Keimzellen an; die beiden Schläuche haben sich etwas verengt. Ein Ei in der Größe von rund 0,09 mm füllt fast das gesamte Lumen aus. Je mehr wir uns weiterhin der Scheibe zu bewegen, um so größer werden die Strecken, auf denen keine Keimzellen vorhanden sind; kommen solche vor, so besitzen sie immerhin noch eine Größe von 0,045 bis 0,055 mm und mehr. Die innere Weite des Genitalgefäßes beträgt hier durchschnittlich 0,06 mm.

Beim Übergang in die Kelchscheibe verengt sich wie bei *Antedon* der ganze Genitalkanal erheblich. Der in ihm befindliche Doppelschlauch kann sich seitlich nur wenig ausdehnen. Gezwungenermaßen nehmen die Genitalzellen eine länglich gestreckte Form an: 0,04 · 0,0495 mm, 0,036 · 0,048 mm, Keimbläschen 0,021 bzw. 0,02 mm. Seltsamerweise fand ich in den axillaren Gliedern fast nie Geschlechtsprodukte, vielmehr nur die leeren sich gabelnden Stränge.

Dagegen waren kurz vor und nach der Teilungsstelle häufig dichtgedrängt Keimzellen vorhanden.

Der besseren Übersicht wegen möge hier eine Tabelle folgen. Die Messungen sind an Teilen eines weiblichen Tieres angestellt und lassen sich verhältnismäßig auf die Mehrzahl der von mir untersuchten Tiere übertragen.

3. Verlauf und Bau der Genitalstränge im Kelch.

Zur Orientierung verweise ich auf die Wiedergabe eines günstig gelegenen Horizontalschnittes durch den Kelch, Fig. 22. Er zeigt den Verlauf der Generationsorgane in der oberen Kelchhälfte, zwischen dem Darm und dem ventralen Integument. Im Übergang zu einem Arme ist der Genitalstrang schief getroffen; seine Fortsetzung findet er im Kelch in einem weitverzweigten System gleichgebauter Röhren. Während bei *Antedon* die Genitalstränge nach der Beschreibung Hamanns (13) S. 119 ein unregelmäßiges Pentagon bilden, das im Kelch in einiger Entfernung das drüsige Organ umlagert, Perrier (21) S. 24 ff. und Fig. 162 dieselben aber als einzelne Stränge unmittelbar aus dem drüsigen Organ herleitet und zu den Armen ziehen läßt, fand Russo (24) im oberen Teile der Scheibe ein förmliches Netzwerk von Genitalsträngen, wie er Fig. 39, Taf. II, von einem erwachsenen *Antedon* darstellt. Mit letzterem übereinstimmend, fand ich bei *Pentacrinus* ebenfalls ein sehr stark verzweigtes Netzwerk, welches weite Maschen besaß. Dasselbe durchzieht Bindegewebslücken, welche die Fortsetzung des Genitalkanals im Kelche zu bilden scheinen, und wird stellenweise eng von Bindegewebe umsponnen und begleitet.

Die Stränge des Netzwerks setzen sich ebenfalls aus zwei ineinander geschobenen Röhren zusammen. Die Wandung der äußeren Röhre, d. h. des Genitalgefäßes, ist mit einem gleichen Epithel versehen, wie in den Armen. Unter diesem Epithel befindet sich wiederum eine Bindegewebslage von wechselnder Feinheit, in der man auf vereinzelte Kerne trifft. Ein eigentliches Endothel ist nicht vorhanden. Die Wandung der Genitalröhre selbst ist nur an sehr günstigen Stellen wahrzunehmen; sie besteht aus einer dünnen bindegewebigen Lamelle mit spärlichen Kernen. Perrier (21) stellt einen Querschnitt durch die Genitalröhre im Kelch von *Antedon* in seiner Fig. 144, Pl. XVII, dar. Die dort mit *a* bezeichnete Membran ist auch bei *Pentacrinus* vorhanden; es fehlt aber hier ein Innenepithel, welchem Perrier den

Größe in mm:

Teil des Armes	Keimzellen	Keimbläschen	Keimfleck	Genitalröhre	Genitalgefäß
Übergang in den Kelch	0,0419 0,045 0,0294 0,031 0,0286	0,021 0,025 0,0128 0,0136 0,0147	etwa 0,004	Häufig Abschnitte ohne Eier	Durchmesser bis 0,06 wo Keimzellen vorh.; 0,024 wo keine vorhanden.
Brachialia I und II	0,081 0,0748 0,0683 0,0954	0,0354 0,0283 0,027 0,0413	0,0074 0,008 0,0071 0,0085	Kleine Strecken ohne Eier; ein Ei füllt das Lumen	
Brachialia IV bis VII	0,0968 0,1025 0,104 0,0973	0,0397 0,0412 0,064 0,0341	0,008 0,0092 0,00893 0,0084	Zwei Eier nebeneinander füllen das Lumen	Kaum kenntlich; bildet rings einen Kanal von 0,003 Weite.
Brachialia VIII bis X	0,0958 0,099 0,102 0,113 0,1096 0,1074	0,0326 0,031 0,0331 0,0382 0,042 0,0416	0,0086 0,009 0,0092 0,009 0·0094 0,00938	Zwei bis drei große Eier mit einigen sehr kleinen das Lumen füllend	Freier Teil ventralwärts gelegen; sein Durchmesser bis 0,035.
Brachialia höherer Ordnung	0,118 0,125 0,1184 0,108 0,107 0,136 0,124 0,1168	0,0291 0,034 0,0286 0,0241 0,032 0,0276 0,0315 0,0334	0,011 0,0103 0,01 0,009 0,009 0,0134 0,0087 0,0107	Zwischendurch einzelne sehr kleine Keimzellen vorhanden	Durchmesser bis 0,028.

Namen »epithelium genital« beilegt, und aus dem er die Keimzellen hervorgehen läßt.

Der Durchmesser der das Netzwerk bildenden Doppelröhren schwankt erheblich; dieselben sind teils nur schwach, teils sehr stark entwickelt. Unter andern fand ich als Durchmesser für:

Genitalgefäß	Genitalröhre
0,0571 mm	0,042 mm
0,0738 »	0,0573 »
0,025 »	? »
0,0416 »	0,023 »
0,0176 »	? »
0,0981 »	? »
0,101 »	0,096 »
0,127 »	0,0983 »

Man ersieht daraus, daß die Genitalstränge nach dem Übergang in die Kelchscheibe wieder im allgemeinen ganz bedeutend an Stärke zunehmen. Von *Antedon* hingegen berichtet HAMANN (13) S. 119, daß der Genitalschlauch im Kelch einen bedeutend geringeren Durchmesser als in den Armen besitze; er bestimmt die Dicke desselben auf 0,02 mm, die der eigentlichen Genitalröhre auf 0,01 mm.

Als Inhalt des Genitalgefäßes fand ich helles, äußerst feines Gerinnsel, das zuweilen eine schwache Färbung annahm, sowie gelbliche, meist grobkörnige Massen, an denen eine zellige Struktur nicht erkennbar war. Mitunter fanden sich wohlerhaltene Lymphkörperchen, auf die ich gleich zurückkommen werde. Die gelben Elemente trifft man auch in den intervisceralen Blutgefäßen an. CUÉNOT (10) S. 425 hält sie: »pour des amibocytes migrants, ... chargés d'apporter des produits de réserve dans les divers organs«. Auch ich möchte die gelben Massen als Reservestoffe ansprechen, kann aber nicht wohl eigentliche Wanderzellen in ihnen erkennen.

Bei CUÉNOT, Études sur le sang et les glandes lymphatiques (11) werden die Lymphkörperchen der Echinodermen einer eingehenden Betrachtung unterzogen, S. 613—641. Von Crinoiden hat CUÉNOT anscheinend nur *Antedon* untersucht und berichtet hierüber: »Les plus nombreux (pl. XVIII, fig. 19) sont des amibocytes assez petits, 11 μ, ... émettant de courts pseudopods; ils sont donc assez différents de ceux des Oursins et des Astéries si bien caracterisés par le devéloppement de leurs pseudopods.« Bei *Pentacrinus* senden die 0,022—0,03 mm großen Lymphkörperchen dagegen im allgemeinen sehr lange Pseudopodien aus, wie Fig. 21 zeigt. Die Körper selbst enthalten eine kleinere oder größere Anzahl unregelmäßiger Körnchen und ein blasiges Gebilde. Mit den eben erwähnten gelben Elementen haben sie keine Ähnlichkeit. In der Länge der Pseudopodien finde ich zwischen *Pentacrinus* einerseits und den *Echinoidea* und *Asteroidea* anderseits nicht den geringsten Unterschied. Bei *Pentacrinus* scheinen sich die Pseudopodien stetig zu verjüngen und laufen in eine Spitze aus, während sie bei den eben erwähnten Klassen ihre Breite beibehalten, eine Differenz, die aber auch durch die Konservation hervorgerufen sein kann, da mir nur in Alkohol konserviertes Material zur Verfügung stand. Verbindungsbrücken zwischen zwei oder drei benachbarten Pseudopodien fand ich bei *Pentacrinus* nicht vor, während solche nach Cuénot Pl. XVIII, Fig. 7 und 8, bei *Echinoidea* und *Asteroidea* häufig sind.

Die eigentliche Genitalröhre endlich birgt auch im Kelch Genitalzellen der verschiedensten Größe. Fig. 20 gibt das Bild eines sehr stark vergrößerten Längsschnittes durch einen Teil eines weiblichen Genitalstranges. In Fig. 22 erkennt man der geringen Vergrößerung wegen nur die bereits weiter vorgeschrittenen Ureier als dunkle Körper, mit deutlich sich abhebendem hellerem Keimbläschen.

Auffallend sind die beträchtlichen Größenunterschiede der im Kelch befindlichen Eizellen. Oft findet sich nahe beieinander jedes Wachstumstadium vertreten. Neben kleinen Zellen von 0,015 bis 0,017 mm Durchmesser, welche in Form und Aussehen genau mit den von Hamann (13) Taf. XII, Fig. 15 wiedergegebenen Plasmawanderzellen von *Antedon eschrichti* übereinstimmen, trifft man Eizellen, welche sich bereits sehr weit entwickelt haben und deren Durchmesser bis 0,11 mm beträgt. Eine solche Zelle füllt in der Breite ein Gefäß fast bis zum Platzen aus. In engen Gefäßen nehmen demgemäß die größeren Eizellen eine sehr langgestreckte Gestalt an. Folgende Messungsreihe möge die Verhältnisse genauer illustrieren:

Größe der:	Keimzellen	Keimbläschen	Keimflecke	
	0,016	0,009	?	mm
	0,024	0,01	?	»
	0,0216	0,098	?	»
	0,0283	0,0113	0,001	»
	0,0641	0,0246	0,0062	»
	0,1018	0,0283	0,0108	»
	0,102	0,031	0,0109	»

Größe der:	Keimzellen	Keimbläschen	Keimflecke	
	0,113	0,0462	0,0098	mm
	0,098 · 0,0284	0,027	0,0079	»
	0,0475 · 0,19	0,045 · 0,019	0,00953	»
	0,04 · 0,11	0,031	0,00824	»

Verfolgen wir die Züge des Netzwerks der Genitalstränge zentralwärts, so gelangen wir schließlich in die Nähe der Mundöffnung. Dort setzen sich die Genitalgefäße mit dem Geflecht der labialen Blutgefäße in Verbindung. Einzelne Ausläufer des letzteren treten an die Genitalgefäße heran und anastomosieren mit denselben, wie ich mit großer Sicherheit aussprechen kann. Weiterhin umziehen die Genitalgefäße den Schlund in unmittelbarer Nähe und treffen dort mit Teilen des bindegewebigen Gefäßes zusammen, welches, wie oben S. 19 erwähnt, aus der Mitte des dem drüsigen Organ angelagerten Zellkomplexes in der Richtung auf den Schlund hinführt. Gleich neben dem labialen Blutgefäßgeflecht finden sich in der Genitalröhre mitunter schon weit entwickelte Eizellen von 0,043 bis 0,062 mm Größe, an denen Keimbläschen und Keimfleck leicht kenntlich sind. Der günstige Umstand, daß die Genitalgefäße ziemlich umfangreich sind und bereits große Eizellen enthalten, erleichtert die Feststellung ihres Verlaufs bei *Pentacrinus* bedeutend.

Nach dem Gesagten möchte ich nun wiederholen, daß ich die Zellen des fraglichen Komplexes für Plasmawanderzellen halte, welche sich loslösen, durch das um den Schlund ziehende Rohr zum labialen Blutgefäßgeflecht hinwandern, um sich endlich in den Strängen der Scheibe und der Arme und Pinnulae zu heranwachsenden Ei- bzw. Samenzellen zu entwickeln. Weiterhin scheint mir für diese Ansicht vornehmlich folgendes zu sprechen.

In den Genitalröhren von *Antedon* fand Ludwig (18) S. 31 und Taf. XV, Fig. 15, in den Armen einen inneren Wandbelag von nur 0,0075—0,0085 mm großen Zellen, aus denen sich erst später in den Pinnulae die Eier entwickelten. Ausführlicher, aber im wesentlichen mit Ludwig übereinstimmend, beschrieb Hamann (13) S. 118, die in den Genitalröhren von *Antedon* vorgefundenen Zellen. A. Lang (16) S. 1089 und 1090, Fig. 776, spricht von einer Wandverdickung, einer Leiste, von der aus sich stets neue Keimzellen bilden. Perrier (21) S. 51 endlich nennt den Innenbelag der Genitalröhren: l'epithelium producteur des œufs, bzw. l'epithelium testiculaire.

Dagegen haben wir bei der Besprechung der Genitalröhren von

Pentacrinus decorus gesehen, daß dort weder ein innerer Zellbelag, ein Epithel, noch eine Leiste vorhanden ist, aus welchen sich Keimzellen bilden könnten. Vielmehr fanden wir die aus einer dünnen Lamelle gebildete Genitalröhre des Armes von weit entwickelten Ei- oder Samenzellen erfüllt.

Hamann sprach (14) S. 83 zuerst aus: Er betrachte die Zellen in der Genitalröhre nicht als festsitzende Epithelzellen, sondern als Wanderzellen, welche in die Pinnulae einwandern, um dort zu reifen. Weiterhin sagt er: »Die Geschlechtsprodukte entstehen an besonderen Stellen der Genitalröhren aus Urkeimzellen«, ohne aber solche Stellen des Näheren zu bezeichnen. — Daß die Keimzellen in der Tat Wanderzellen sind, dafür scheint mir *Pentacrinus decorus* ein gutes Beispiel zu liefern. Schon aus der veränderlichen Form der jüngeren Keimzellen kann man auf eine amöboide Fortbewegung schließen; bereits ziemlich weit in der Entwicklung vorgeschrittene Keimzellen zeigen in hohem Grade die Fähigkeit, sich sehr engen Röhren anzupassen, wie wir weiter oben gesehen haben.

Da wir nun bereits im Kelch von *Pentacrinus* eine große Anzahl weit entwickelter Eizellen fanden, und ein Epithel, aus dem sich Keimzellen bilden und loslösen könnten, nicht vorhanden ist, haben wir meiner Meinung nach die Ursprungsstelle der Urkeimzellen im Kelch zu suchen und kommen naturgemäß auf den dem drüsigen Organ angelagerten Komplex zurück, dessen Zellen die größte Ähnlichkeit mit Plasmawanderzellen, bzw. Urkeimzellen besitzen (vgl. Fig. 16 u. 20).

Es erübrigt noch der Versuch, Klarheit über das Verhältnis zwischen dem drüsigen Organ und dem ihm angelagerten Zellkomplex zu erhalten. Früher sprach man das drüsige Organ allgemein als Mittelpunkt des Gefäßsystems an (Ludwig, Greef u. a. m.), neuerdings wird es als Genitalstolo bezeichnet (Perrier, Hamann).

Hamann (13) S. 119 verfolgte beim erwachsenen *Antedon* die Genitalstränge von den Armen her in die Scheibe bis zur unmittelbaren Nähe des drüsigen Organs, ohne aber einen Zusammenhang mit diesem finden zu können.

Perrier (21) kam auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Forschungen zuerst zu der Ansicht, das drüsige Organ selbst sei der einzige Ausgangspunkt der Generationsorgane. Von ihm aus läßt er die Genitalstränge ihren Ursprung nehmen und zu den Armen hinziehen. Er legt ihm daher den Namen »stolon génital« bei und erklärt es als homolog der »glande ovoide« der Asteriden und Echiniden (S. 211).

Zu einem hiervon abweichenden Ergebnis kommt A. Russo, der sehr genaue, ebenfalls der Hauptsache nach entwicklungsgeschichtliche Studien an *Antedon* gemacht hat. Er beobachtete das Auftreten von Genitalzellen an verschiedenen Körperteilen der jungen Larve, und berichtet darüber (24) S. 11 ff.: »Sul principio alcune cellule celomiche, che formano una delle due pareti del mesentere, ... s'ingrandiscono molto, aumentando anche di numero come si vede in *g* delle fig. 15, 23, 36, 42. In tal modo si forma un cumulo di cellule caratteristiche per le dimensioni molto grandi, e per il loro nucleo grosso e rotondo, che formano il primo accenno della gonade.« Dieser von Russo Gonade genannte Komplex liegt nach seiner Schilderung in der Nähe des Oesophagus, etwa in der Mitte des Interradius *CD*.

Fast gleichzeitig mit dieser Bildung sah Russo in der Nähe des gekammerten Organs den oben genannten ähnliche Zellelemente entstehen, welche sich lebhaft vermehren und später das drüsige Organ, »l'organo assile«, bilden.

Schließlich fährt er dann weiter unten fort: »In corrispondenza dell' esofago, ben presto nella larva alquanto avanzato nello sviluppo, dopo che l'organo assile si è constituito, si differenzia dalle cellule peritoneali un nuovo gruppo di elementi sessuali. Il processo, con cui questi si formano è chiaramente visibile nella fig. 25, dove alcune cellule celomiche sono molto ingrossate e sporgenti nella cavità generale, in modo da formare una gemma. Esse, proliferando si mettono in rapporto con l'organo assile mentre in seguito formano attorno l'esofago una serie di cordoni genitali cavi, aventi diverse dimensioni . . . . Dai cordoni periesofagei emanano però molti cordoni cellulari pieni, i quali si anastomizzano fra di loro formando un intreccio, come si vede nella fig. 40, ricavata da una sezione orizzontale di grosso *Antedon.*«

Die von Russo zuerst erwähnte Zellgruppe im Interradius *CD* reduzierte sich später und verschwand. Die zuletzt genannte Gruppe dagegen blieb bestehen und trat an das drüsige Organ heran. Aus ihr wird der eigentliche Bildungsherd der Urkeimzellen.

Meine an *Pentacrinus* gemachten Beobachtungen stehen mit denen Russos in vollem Einklang. Es ist unschwer zu erkennen, daß der Komplex der Urkeimzellen nicht aus dem drüsigen Organ hervorgegangen ist; es gelang mir nicht einmal mit Gewißheit nachzuweisen, daß die Schläuche des letzteren sich zu dem Komplex hin öffnen, obwohl ich dies für wahrscheinlich halte; aus meinen Schnitten ließ sich bisher nur eine Randanlagerung und Verbindung unter einem Epithel erkennen. Die Zellelemente beider Organe sind sehr voneinander verschieden und deutlich gegeneinander abgegrenzt.

Denkt man sich den von mir bei *Pentacrinus* gefundenen Zellkomplex sehr verkleinert, so würde er eine Gemme bilden, wie Russo sie von der jungen *Antedon*-Larve beschreibt und in seiner Fig. 25 darstellt. Auch die bei meinen erwachsenen Tieren noch vorhandene Verbindung mit dem Cölomepithel des Schlundes stimmt mit den von Russo gemachten Beobachtungen überein.

Zuerst möchte es scheinen, daß die Form der Komplexe einen Unterschied bedinge, indem bei *Antedon* ein dicker Strang vorhanden ist, welcher sich dem drüsigen Organ eng anschmiegt, während es bei *Pentacrinus* zur Ausbildung einer Scheibe kommt. Bei näherer Untersuchung jedoch ergibt sich aus dem Verhalten der Komplexe der Urkeimzellen bei *Pentacrinus decorus*, bei dem pentacrinoiden Larvenstadium von *Antedon* und bei dem erwachsenen *Antedon* eine interessante, phylogenetische Beziehung. *Pentacrinus* behält zeitlebens die Gemmenform des Komplexes bei, welche bei *Antedon* nur im pentacrinoiden Stadium vorübergehend vorhanden ist, während der erwachsene *Antedon* bereits eine höhere Modifikation dieser Form aufweist, einen weiteren Fortschritt phylogenetischer Entwicklung darstellt.

Die Homologie der »glande ovoide« mit dem drüsigen Organ allein halte ich nicht für vollständig; vielmehr kommt erst durch die Vereinigung des drüsigen Organs mit dem eigentlichen Bildungsherd der Urkeimzellen ein Komplex zustande, der mir in seiner Gesamtheit der »glande ovoide« der Asteriden und Echiniden gleichwertig scheint.

Zusammenfassung.

1. Antiambulacrales Nervensystem.

Außer dem bereits früher bekannten Ring in den Radialia, fanden wir schon in den Basalia Connective, welche die vom Zentralorgan ausgehenden Stränge paarweise verbanden. Die Paare verlaufen bis zu dem in den Radialia befindlichen Ring getrennt parallel und vereinigen sich erst dort wieder. Das Chiasma ist einfacher wie bei *Antedon* gebaut. In jedem axillaren Gliede ist ein Chiasma vorhanden.

2. Gekammertes Organ.

Das gekammerte Organ hat keine Fortsetzungen nach oben; seine fünf Kammern enden blind geschlossen. Nach unten sendet es Ausläufer in den Stiel, von denen in den Nodien die Cirrengefäße ausgehen. Gebildet wird es von einer dünnen Bindegewebslage, die mit einem deutlichen Endothel versehen ist. Seine sämtlichen Teile enthalten als charakteristisches Merkmal dunkle Körner, deren Natur uns zweifelhaft blieb. Im oberen Teil des gekammerten Organs verlaufen im Innern von Wand zu Wand ziehend schwache bindegewebige Stränge, die frei von Kalkbildungen sind.

3. Drüsiges Organ.

Vom drüsigen Organ aus geht in den Stiel der Achsenstrang, der aus einer einfachen Röhre mit sehr engem Lumen besteht. Die ihn bildenden Zellen besitzen Ähnlichkeit mit denen des drüsigen Organs.

Im Kelch wird das drüsige Organ von einer sehr großen Anzahl von Schläuchen gebildet, zwischen denen schwache Bindegewebsfasern vorkommen. Ob alle Schläuche untereinander in Verbindung stehen, ließ sich nicht feststellen. Die Gesamtheit der Schläuche läßt annähernd in ihrer Mitte ein kleines Lumen frei, gegen das sie durch Cölomepithel abgegrenzt ist. Im unteren Teil des drüsigen Organs wird das Lumen von einzelnen Bindegewebssträngen durchzogen. Ich spreche es als abgekapselten Teil der Leibeshöhle an. Dem oberen Teil des drüsigen Organs ist ein umfangreiches Zellpolster angelagert. Dasselbe bildet mit dem drüsigen Organ einen oben offenen Sack. In diesen treten vom labialen Blutgefäßgeflecht her zahlreiche Gefäße ein.

Ein direkter Zusammenhang der Schläuche des drüsigen Organs mit Blutgefäßen war nicht nachweisbar, wohl aber das Eintreten der letzteren unter das Epithel, welches das drüsige Organ umhüllt.

4. Die Geschlechtsorgane.

Den Ausgangspunkt der Urkeimzellen bildet der dem drüsigen Organ angelagerte Komplex. Von diesem aus geht ein Strang, welcher den Schlund in unmittelbarer Nähe umzieht, zum labialen Gefäßgeflecht hin. Durch Verzweigung kommt unterhalb des Integuments der Kelchdecke ein umfangreiches Netzwerk von Genitalsträngen zustande. Von dem Netzwerk aus ziehen Ausläufer durch die Arme zu den Pinnulae. Die Stränge und Ausläufer bilden Doppelröhren. Die äußere Röhre, das Genitalgefäß, ist ein Blutgefäß; die innere Röhre besteht nur aus einer feinen bindegewebigen Lamelle und enthält Geschlechtsprodukte. Die Genitalröhre hat kein Innenepithel.

Das Zellpolster, von welchem die Plasmawanderzellen ausgehen, um sich bald zu Ei- oder Samenzellen zu entwickeln, wird von Blutgefäßen umzogen und durchlaufen. Es ist meiner Meinung nach nicht wohl möglich, Blutgefäßsystem und Generationsorgane scharf zu sondern. Beide sind aufs engste miteinander verbunden. Ob sich vielleicht die Generationsorgane überhaupt als Blutgefäße betrachten lassen, worauf LUDWIG (18) S. 89 hinweist, darüber konnte ich mir kein volles Urteil bilden, da mir nur ausgewachsene Tiere zur Verfügung standen.

Bonn, im Dezember 1904.

Literatur.

1. ALEXANDER AGASSIZ, Calamocrinus Diomedae. Mem. Mus. of Comp. Zool. Harvard College Cambridge. U. S. A. Vol. XXVII. n. 2. 1892.
2. F. A. BATHER, The Echinoderma. Aus: A Treatise on Zoology; ed. RAY LANKESTER. London 1900.
3. H. BOSSHARDT, Zur Kenntnis der Verbindungsweise der Skelettstücke der Arme und Ranken von Antedon ros. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1900.
4. P. H. CARPENTER, Reports on the results of dredging under the supervision of AL. AGASSIZ etc. XIII. The stalked Crinoids of the Caribbean Sea. Bull. Mus. of Comp. Zool. Harvard Coll. 1882.
5. —— Report on the results of the exploring voyage of H. M. S. Challenger, Vol. XI. The stalked Crinoids. 1884.
6. —— Ibid. Vol. XXVI. The Comatulae. 1888.
7. —— On certain points in the anatomical nomenclature of Echinoderms. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. VI. 1890.
8. W. B. CARPENTER, On the structure, physiology and development of Antedon rosaceus. Proc. Roy. Soc. London. No. 166. 1876.
9. —— On the nervous system of Crinoids. Proc. Roy. Soc. London. Vol. XXXVII. 1884.
10. L. CUÉNOT, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Zool. expérim. 1891.
11. —— Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Ibid. T. IX. 1891.
12. R. GREEFF, Über das Herz der Crinoiden. Marburger Sitz.-Ber. 3., 4. und 5. Mitt. 1876.
13. O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 4. Ophiuren u. Crinoiden. Jena 1889.

14. O. Hamann, Die wandernden Urkeimzellen. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.
15. C. Jickeli, Vorläufige Mitteilung über den Bau der Echinodermen. Zool. Anz. VII. 1884.
16. Arnold Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1894.
17. Leunis-Ludwig, Synopsis der Tierkunde. 3. Aufl. Bd. II. 1886.
18. Hubert Ludwig, Beiträge zur Anatomie der Crinoiden. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877.
19. Chr. Lütken, Om Vestindiens Pentacriner. Nat. Foren. Vidensk. Meddelelser 1864.
20. A. M. Marshall, On the nervous system of Antedon rosaceus. Quart. Journ. of micr. Sc. 1884.
21. E. Perrier, Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée. Nouv. Arch. d. Mus. 1886—1890. 1., 2. und 3. Abteilung.
22. Achille Russo, Sulla omologia dell' organo assile dei Crinoidi etc. Zool. Anz. 1899.
23. —— Sull' agruppamento dei primi elementi sessuali nelle Larve di Antedon. Rendiconti della R. Ac. d. L. Rom 1900.
24. —— Studii su gli Echinodermi. Catania 1902.
25. Vogt u. Yung, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. I. Bd. Braunschweig 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Die folgenden Buchstaben gelten für alle Figuren:

a, Achsenstrang;
bg, Bindegewebe;
cep, Cölomepithel;
co, Centralorgan;
d, Darm;
dep, Darmepithel;
dn, dorsaler Nervenstrang;
do, drüsiges Organ;
G, Bildungsstätte der Urkeimzellen;
go, gekammertes Organ;
gz, Ganglienzelle;
kgr, Kalkgrundsubstanz;
mo, Mundöffnung;
nr, Nervenring in den Radialia;
oe, Oesophagus;
sy, Syzygie.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Kelch von *Pentacrinus decorus*. Kopie nach P. H. Carpenter (5) Pl. LXII, $\frac{1}{2}$mal verkleinert und etwas umgeändert.

Erklärung der Farben: Nervensysteme gelb; Blutgefäße roth; Wassergefäßsystem grün; drüsiges Organ schwarz; Generationsorgane grauschwarz. *B*, Basale; *R*, Radiale; C_1, Costale; D_1, Distichale *I*; *ap*, ambulacrale Platten; *kp*, Kelchporen; *sap*, subambulacrale Platten; *abc*, ambulacrales Nervensystem; *st*, Steinkanal; *lbg*, labiales Blutgefäßgeflecht; *ib*, interviscerales Blutgefäß; *wg*, Wassergefäß; *r*, Rectum; *gs*, Genitalstrang.

Fig. 2. Tangentialer Längsschnitt durch die untersten Armglieder, um die Chiasmata, *ch I*, *II* und *III* zur Anschauung zu bringen. *R*, Radiale; *C*, Costale; *D*, Distichale; *P*, Palmare; *B*, Brachiale; *dst*, Dorsalstrang.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Nodium des Stieles, so daß die von den Fortsetzungen des gekammerten Organs *fg* ausgehenden Cirrengefäße *cg* getroffen sind. *ep*, Epithel des gekammerten Organs; *n*, Nervenschicht; n_1, deren peripherische zu den Cirrengefäßen hinziehende Fasern; *k*, dunkle Körner. Zeiss, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Cirrengefäß mit der umgebenden Nervenschicht *n* im Stiel. *cg*, Lumen des Gefäßes; *sc*, Septum. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Cirrengefäß, nachdem dasselbe in den Cirrus eintrat. Die Nervenschicht *n* hat sich auf die beiden Seiten gezogen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 6. Zwei Ausläufer, *aus*, des dorsalen Armnervenstranges *dn*, deren feinste Enden, *en*, in der Kalkgrundsubstanz verlaufen. *k*, begleitende Kerne. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch ein Nodium des Stieles in Höhe der in die Cirrengefäße ziehenden Septen *sc*. *n*, Nervenschicht und deren peripherische Fasern; *ep*, Epithel des Cirrengefäßes. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 9. Teil eines Längsschnittes durch ein Nodium. *sc*, Septum; *cg*, Beginn eines Cirrengefäßes; *n*, Nervenfaserschicht; *go*, Fortsetzung des gekammerten Organs. Zeiss, Obj. C, Oc. 3.

Fig. 10 u. 11. Längs- und Querschnitt durch den Achsenstrang. *z*, Zelle; *ke*, Kern. Fig. 10: Zeiss, homog. Immers. 1/18. Fig. 11: Zeiss, Obj. F, Oc. 4.

Tafel IV.

Fig. 7*a—h*. Querschnitte zur Erläuterung des Verhältnisses des gekammerten Organs zum drüsigen Organ, bzw. Achsenstrang. Zeiss, Obj. C, Oc. 1.

Fig. 7*a*: Querschnitt im Stiel. *n*, Nervenfaserschicht. Fig. 7*b* u. *c*: In Höhe des Zentralorgans *co*. *k*, dunkle Körner. Fig. 7*d*: In Höhe der Connective *cb* in den Basalia. *bg*, Bindegewebe der Leibeshöhle. Fig. 7*e* u. *f*: In Höhe der Radialia. *ubg*, unverkalktes Bindegewebe; *k*, dunkle Körner. Fig. 7*g*: Oberster Teil des gekammerten Organs; *ble*, blindes Ende einer Kammer. Fig. 7*h*: Veranschaulicht Lage und Gestalt des drüsigen Organs *do* kurz nach dem Endigen des gekammerten Organs.

Fig. 12*a* u. *b*. Wandung des gekammerten Organs. Fig. 12*a* von der Seite, Fig. 12*b* von der Fläche aus gesehen. *epz*, Endothelzelle; *bg*, Bindegewebslamelle. Zeiss, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 13. Stück eines Querschnittes durch die breiteste Stelle des drüsigen Organs. *ger*, Gerinnsel; *schl*, Schlauch; *bg*, Bindegewebsfasern; *L*, inneres Lumen; *ep*, dessen Epithel, welches dem Cölomepithel *cep* gleich ist. Zeiss, Obj. D, Oc. 2.

Fig. 14. Querschnitt durch den von drüsigem Organ und Bildungsherd der Urkeimzellen gebildeten Sack. *R*, zum Schlund hin führende Röhre; *bl*, Blutgefäße; *ep*, beide Organe unter sich vereinigendes Cölomepithel. Zeiss, Obj. C, Oc. 1.

Fig. 15. Längsschnitt durch den Sack. *wg*, Wassergefäß; *st*, Steinkanal; *T*, Tentakel; sonst wie in Fig. 14. Zeiss, Obj. B, Oc. 2.

Fig. 18. Längsschnitt durch den Genitalkanal *gc* eines männlichen Tieres. Die Genitalröhre *gr* ist mit Samenzellen erfüllt. *bgl*, Wand der Genitalröhre; *ep*, Epithel des Genitalgefäßes *gf*; *ger*, Gerinnsel. Zeiss, Obj. C, Oc. 4.

Tafel V.

Fig. 16. Teil des dem drüsigen Organ angelagerten Komplexes. *bl*, Blutgefäße; *plw*, Plasmawanderzellen; *cep*, Cölomepithel; *I*, Innenraum des Sackes; *A*, Leibeshöhle. Zeiss, Obj. F, Oc. 2.

Fig. 17. Teil eines Längsschnittes durch den Arm eines erwachsenen weiblichen Tieres. *gc*, Genitalkanal; *ger*, Gerinnsel; *ep*, Epithel des Genitalgefäßes; *ez*, Eizelle; *kb*, Keimbläschen; *kf*, Keimfleck. Zeiss, Obj. AA, Oc. 2.

Fig. 19. Teil eines Querschnittes durch den Arm eines männlichen Tieres. *gc*, Genitalkanal; *ger*, Gerinnsel; *sz*, Samenzelle; *dc*, Dorsalkanal; *gef*, Genitalgefäß. Zeiss, Obj. F, Oc. 1.

Fig. 20. Genitalgefäß *gf* im Kelch längs durchschnitten. *gr*, Genitalröhre; *ep*, Epithel des Genitalgefäßes; *ger*, Gerinnsel; *krm*, gelbe körnige Massen; *plw*, Plasmawanderzellen; *ez*, bereits weit entwickelte Eizelle. Zeiss, homog. Immersion 1/18.

Fig. 21*a*. Lymphkörper *L* in einem Blutgefäß *bl*. *ger*, Gerinnsel. Zeiss, Obj. D, Oc. 1.

Fig. 21*b*. Lymphkörper, stärker vergrößert. *blg*, blasiges Gebilde; *ps*, Pseudopodien. Zeiss, Obj. F, Oc. 1.

Fig. 22. Teil des Netzwerkes der Genitalstränge im Kelch. Horizontalschnitt, zwischen Darm und Integument der Kelchdecke gelegen. *A*, Arm; *gk*, Genitalkanal; *gs*, Genitalstrang im Übergang zum Arme; *Ez*, weit entwickelte Eizellen; *gf*, Genitalstränge im Kelch; *kp*, Kelchporen. Zeiss, Obj. C, Oc. 1.

Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere.

Von

Priv.-Doc. Dr. **Otto Grosser,**
Assistent am 1. anatomischen Institut in Wien.

(Aus dem 1. anatomischen Institut in Wien.)

Mit 8 Figuren im Text.

Die Frage nach einem metameren Aufbau der Haut und nach entsprechender Anordnung ihrer Derivate hat die Forscher erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit beschäftigt. Überhaupt sind erst im letzten Jahrzehnt von der Physiologie die Grundlagen geschaffen worden, auf denen eine Untersuchung des Gegenstandes zu fußen hat. Die bisher erhobenen Befunde werden daher auch meist nur nebenbei erwähnt; sie verteilen sich auf drei Wirbeltierklassen, die Selachier, Reptilien und Säuger. Die Angaben betreffen teils die Färbung und Zeichnung der Tiere, teils die Anordnung der Hautderivate, Schuppen und Haare. Für die Reptilien kommt der zweite, für die Selachier und die Säugetiere kommen beide Punkte in Betracht. Da die Verhältnisse bei beschuppten Tieren, den Reptilien, am leichtesten zu übersehen sind, so mögen sie zuerst besprochen werden.

Über die Anordnung der Reptilienschuppen finden wir zunächst eine gelegentliche Angabe bei Rabl. Anläßlich der Erwähnung der von ihm aufgestellten Formel zur Berechnung der Zahl der Rumpfwirbel der Selachier aus der Radienzahl der Flossen führt er im Vorwort zu seiner »Theorie des Mesoderms« an, daß man aus der Zahl der Bauchschilderreihen und der Zahl der Schuppenringe des Schwanzes einer Eidechse einen annähernd sicheren Schluß auf die Zahl der Rumpf- und Schwanzwirbel ziehen könne.

Bei Beantwortung der Frage, ob diese Beziehung auf eine metamere Anordnung der Schuppen zurückzuführen ist, müssen wir auch die Innervation beachten.

Eine nähere Betrachtung der Verhältnisse, unter Berücksichtigung der Innervation, ergibt nun, daß bei *Lacerta viridis* zwei Bauchschilderreihen auf das Segment kommen; doch scheint das Verhalten namentlich an den Grenzen des Rumpfes kein ganz regelmäßiges zu sein. Auch im Bereiche des Schwanzes kommen zwei Schuppenringe auf den Wirbel; die Grenze jedes zweiten Ringes liegt in derselben Ebene wie die Wirbelverbindung. Die Innervation ist hier allerdings kaum festzustellen, und die Muskulatur gibt uns auch keinen Aufschluß, da die Muskelsehnen, zu Bündeln geordnet, von weit cranial liegenden Muskeln kommen und in ihrer metameren Zugehörigkeit kaum zu bestimmen sind. Überdies erfahren wir aus dem Aufsatze von Young und Robinson (04), daß die Neuromerie der Schwanzregion sehr unvollkommen ist, und daß nur ein paar der vordersten Schwanzsegmente sensorische und motorische Wurzeln zur Versorgung auch der weiter caudal gelegenen Haut und Muskulatur entwickeln.

Einfacher sind die Verhältnisse am Schwanze von *Alligator* (*lucius*) und *Uromastix* (*acanthinurus*), wo ganz regelmäßig (vgl. Textfig. 1) eine Schuppenreihe auf den Wirbel entfällt. Auch hier läßt sich übrigens die Muskulatur nicht mit Haut und Wirbel in Segmente bringen, sondern bildet lange absteigende Züge.

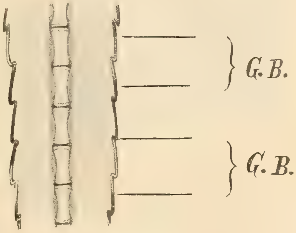


Fig. 1.
Flachschnitt des Schwanzes von *Alligator lucius*. G.B, quere gelbe Farbenbänder.

Der Schwanz des *Alligators* weist überdies abwechselnde gelbe und schwarze quere Farbenbänder auf. Sie bilden ein unmittelbar einleuchtendes Beispiel einer nicht metameren Färbung. Denn es kommen durchschnittlich (an dem untersuchten Exemplar) zwei (gelegentlich auch drei) Reihen schwarzer Schuppen auf eine gelbe, so daß die Breite der schwarzen Bänder, verglichen mit der eines Segments der Wirbelsäule, eine unverhältnismäßig hohe ist; überdies ist die Zeichnung keine ganz regelmäßige und nicht an die Schuppengrenzen gebunden.

Besonders klar ist die Einordnung der Schuppen in die Körpersegmente bei denjenigen Schlangen zu erkennen, bei welchen die Bauchseite von einer einzigen Längsreihe breiter Schuppen eingenommen wird. Hier hat schon Gadow die Angabe gemacht, daß die Wirbel an Zahl mit den Bauchschuppen übereinstimmen[1]. Es gilt

---

[1] Kürzlich hat Jourdran (04) die allgemeine Gültigkeit dieses Satzes bestritten. Er führt eine Reihe von Beispielen an, in welchen die Übereinstimmung

dies für alle Familien mit Ausnahme der Typhlopiden und einiger naher Verwandter, dann der Hydrophiden und der Acrochordiden, Ausnahmen, die noch besprochen werden sollen. Im Normalfall wie bei *Tropidonotus* zum Beispiel ergibt die Präparation sofort, daß die Zahl dieser Schuppen vollständig mit der der Körpersegmente übereinstimmt, und daß zu jeder Schuppe ein metamerer Spinalnerv (und ein ebensolches Muskelbündel) verläuft. Die Bauchschuppen sind also metamer angeordnet (Textfig. 2). Sie werden auch sofort metamer angelegt; zu der Zeit, in welcher die Schuppen nur erst als geringgradige Verdichtung des Mesoderms angedeutet sind, entsprechen sie an Ausdehnung und Lage der Urwirbelreihe. An Sagittalschnitten durch ältere Embryonen (7,5 mm Kopflänge) ist die metamere Anordnung der Schuppen ohne weiteres leicht zu konstatieren; auf einem Schnitt ist gleichzeitig die Hämapophyse des Wirbels, der Spinalnerv und die Schuppe desselben Segments zu sehen.

Nur bei den ersten Halsschuppen, in der Cloakengegend und wohl auch am Schwanzende läßt uns die Innervation im Stich, und hier scheinen Abweichungen von der streng metameren Anordnung vorzukommen.

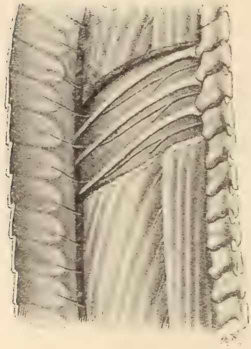


Fig. 2.
Die breiten Bauchschuppen v. *Tropidonotus natrix* von innen mit ihrer Innervation und ihrer Beziehung zu den Körpersegmenten.

Eine Verschiebung der Hautsegmente gegen die Wirbelsäule, eine Wanderung, wie sie bei den mit Extremitäten versehenen Tieren ontogenetisch eine so große Rolle spielt[1], erfolgt bei den Schlangen nur in ganz unbedeutendem Maße; es liegt die von einem Spinalnerv versorgte Schuppe im Niveau eines durch den Austritt des nachfolgenden Nerven aus dem Wirbelkanal geführten Querschnittes.

---

fehlte, und zwar sowohl solche mit Vermehrung als auch mit Verminderung der Schuppenzahlen. »On peut donc conclure qu'il n'y a qu'une concordance très relative entre le squelette interne et la metamérisation externe des téguments.« Jourdran gibt aber nicht an, ob diese unvollkommene Übereinstimmung seiner Fälle sich über den ganzen Körper erstreckt oder nicht vielleicht durch größere Abweichungen am Hals und Schweif, sowie in der Cloakenregion zu erklären ist. Für den Rumpf unsrer einheimischen Schlangen ist die Übereinstimmung jedenfalls gültig. Abweichungen an den Körperenden sind theoretisch erklärlich; vgl. den Text.

[1] Vgl. für den Menschen Grosser und Fröhlich (02).

Für die übrigen Schuppen der Ringelnatter (und andrer Schlangen läßt sich eine Beziehung zu den Segmenten kaum feststellen. In den zoologischen Abhandlungen werden diese Schuppen nach Längsreihen geordnet betrachtet, und die Zahl dieser Längsreihen gibt Gattungs- und Artcharaktere. Die Schuppen lassen sich allerdings auch, ausgehend von den Bauchschuppen, in regelmäßige Bänder einordnen (Textfig. 3), Bänder, die von den Enden der Bauchschuppen ausgehend ziemlich steil, etwa unter 45°, kopfwärts gegen die Mittellinie aufsteigen. Diese Bänder gelangen aber dabei in höhere Segmente, so daß ein jedes in das Gebiet mehrerer (3—4) Metameren fällt.

Für die Bauchschuppen ist der Nachweis ihrer metameren Anordnung durch die Innervation und die Entwicklungsgeschichte in der Schärfe geführt, in der ein solcher überhaupt geführt werden kann; und doch muß man Zweifel hegen, ob diese Übereinstimmung wirklich in einem metameren Aufbau der Haut begründet ist, oder ob sie nicht vielmehr auf mechanische Ursachen, nämlich auf eine sekundäre Gliederung der durch die Schuppenbildung versteiften Haut, entsprechend den Bewegungen der gleichfalls metameren Wirbelsäule, zurückzuführen ist. Die Ontogenese läßt uns bei Beurteilung dieser Frage in Stich. Die Schuppen entstehen nicht durch Verschmelzung differenter, kleinerer Anlagen, sondern werden gleich als Individuen angelegt. Nur insofern unterscheidet sich der Embryo vom erwachsenen Tier, als die Bauchschuppen paarig auftreten und später in der Mittellinie verschmelzen (Kerbert, 77). (Am Schweif bleiben sie paarig.) Da aber das Vorkommen der breiten Bauchschuppen ein phylogenetisch ziemlich altes ist, so ist dieser Befund ihres ontogenetisch einheitlichen und frühzeitigen Auftretens nicht entscheidend. (Vgl. Zittels Handbuch der Paläontologie, mit dem Nachweise dieser Schuppen an tertiären Schlangenresten.) Eher sprechen vergleichend-anatomische Gründe für den allmählichen Erwerb der breiten Schuppen. Denn, wie schon erwähnt, fehlen dieselben den Typhlopiden, Hydrophiden und Acrochordiden. Die letzteren weisen nur kleine, warzenähnliche, isoliert stehende Schuppen auf der Bauchhaut auf, den Hydrophiden können

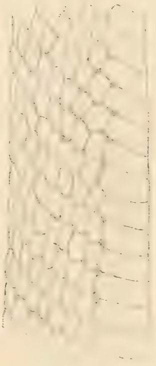


Fig. 3.

Die Beschuppung von *Tropidonotus*, von der Seite her dargestellt. Ausgehend von den Bauchschildern, lassen sich sämtliche Schuppen in cranial-dorsalwärts aufsteigende Reihen ordnen.

sie überhaupt fehlen. Bei Typhlops kommen ähnlich wie bei *Lacerta* zwei Schuppen auf das Segment.

Gerade die Typhlopiden sind aber die älteste bekannte Schlangenfamilie. Die einzige aus der Kreidezeit erhaltene Schlange (*Symoliophis*) gehört hierher. Wir könnten also annehmen, daß die breiten Bauchschuppen erst allmählich sich herausgebildet haben, etwa durch Verschmelzung von je einem Schuppenpaare; vielleicht sind die Schuppen im Laufe der Phylogenese überhaupt aus kleinen Anlagen hervorgegangen, die ebenso unregelmäßig standen wie die Placoidschuppen der Selachier.

Bei den Placoidschuppen ist allerdings eine Einschränkung zu machen. P. Mayer (86) hat bei jungen *Scyllium-* und *Pristiurus*-Embryonen am Schwanze »streng segmental« angeordnete vergängliche Schuppen, die er nach ihrer Form Hautknöpfe nennt und für parapodiale Bildungen hält, beschrieben. Bei alten Embryonen derselben Arten finden sich auch am dorsalen Teile des Rumpfes »Hautzähne, die gleich den Parapodien segmental angeordnet sind« und in derselben Längslinie liegen wie diese. Sie treten vor den übrigen Schuppen auf, werden aber schließlich von diesen im Wachstum eingeholt und dadurch unkenntlich. Mayer hält alle diese Bildungen für homolog den segmentalen Parapodien der Anneliden; sie scheinen immerhin echte segmentale Hautgebilde zu sein.

Theoretisch ist es überhaupt sehr fraglich, ob eine metamere Gliederung der Haut des ausgewachsenen Tieres möglich ist. Aus physiologischen Versuchsreihen ergibt sich, daß schon bei viel niedrigeren Vertebraten, bei Selachiern (van Rijnberk, 04) und beim Frosch (Sherrington, 93), die von einer hinteren Wurzel des Rückenmarkes beherrschte Hautstrecke viel breiter ist als z. B. ein Segment der Wirbelsäule. Nun ist aber dieses Gebiet einer hinteren Wurzel, das Dermatom, wohl identisch mit dem ursprünglichen metameren Hautsegment. (Vgl. bei den Säugetieren die Darstellung des Zustandekommens des »Übergreifens«.) Die Dermatome greifen eben wegen ihrer großen Breite nach vorn und hinten übereinander, so daß schon beim Selachier fast jede Hautstelle in den Bereich von wenigstens zwei Dermatomen fällt. An Reptilien sind allerdings entsprechende Experimente wohl nie gemacht worden; da aber das Übergreifen mit steigender Organisationshöhe des Tieres im allgemeinen ausgiebiger wird, so haben wir wohl auch für diese ein solches ausgedehntes Übergreifen jedes Segments auf benachbarte anzunehmen. Es könnte also niemals das ganze Dermatom sich in eine Schuppe oder Schuppenreihe umwandeln, sondern die Interferenzgebiete müßten sozusagen aufgeteilt werden — ein schwer vorstellbarer Vorgang, der übrigens bei Besprechung der Säugetierzeichnung nochmals in Betracht gezogen werden soll.

Wie wenig übrigens Beschuppung im allgemeinen an den metameren Aufbau gebunden ist, dafür gibt es Beispiele in Fülle. Die Ringel der Gymnophionen, die Schuppen und Gürtel der Edentaten, die Schwanzschuppen der Muriden sind, wie der Mangel numerischer und topographischer Übereinstimmung mit den Wirbeln sofort ergibt, nicht metamer. Die Schuppen des Schildkrötenpanzers zeigen oft gar keine Beziehung zu dem (wenigstens teilweise metamer angelegten) Skelett desselben.

Gegen die Auffassung der Reptilien-Bauchschuppen als metamerer Derivate sprechen also: der Mangel der Übereinstimmung in Beschuppung und Innervation an den Rumpfgrenzen (oder gelegentlich überhaupt, Jourdran), die Unmöglichkeit, auch die übrigen Körperschuppen in die Segmente einzubeziehen, der Mangel an Übereinstimmung zwischen Muskulatur (und Innervation) und Beschuppung im Schweif, abweichendes Verhalten der Beschuppung bei andern schuppentragenden Vertebraten, vermutlich später phylogenetischer Erwerb der großen Schuppen und endlich theoretische Erwägungen — dafür spricht nur die schöne Regelmäßigkeit ihrer Innervation. Diese muß aber auch dann sich finden, wenn die Beschuppung durch die Gliederung der Wirbelsäule bedingt ist — also durch mechanische Momente.

Für die Wirksamkeit solcher Momente haben wir durch die Untersuchungen Ryders (93)[1] ein sehr schönes Beispiel an den Fischschuppen kennen gelernt. Danach wird die anfänglich glatte Haut der Jungfische durch die Aktion der Muskulatur, welche ihre metamere Anordnung bewahrt, den Myosepten entsprechend, und da, wo dieselben aus dem geraden Verlaufe abbiegen, auch in ihrer Fortsetzung, in Falten gelegt; diese Falten bilden schließlich ein über den ganzen Körper verlaufendes System von rhombischen Feldern, in welchen die Schuppen liegen. Es kann auch vorkommen, daß mehrere Schuppenreihen zwischen je zwei Myosepten liegen, oder daß durch Verschmelzung größere Schuppen entstehen, besonders dann, wenn auch Wirbelverschmelzungen auftreten, also wenn die Rumpfmuskulatur weniger zum Schwimmen benutzt wird als beispielsweise die Rücken-

---

[1] Ihre Auffindung verdanke ich ebenso wie die der Arbeit Jourdrans einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. G. Boulenger am Britischen Museum in London.

flosse. Ryder formuliert das Ergebnis seiner Untersuchung in dem Satze: »The scales of fishes bear a segmental relation to the remaining hard and soft parts«, aber sie sind nicht entsprechend den Hautsegmenten angeordnet, sondern entsprechend den Muskelsegmenten, und mechanisch bedingt.

Ganz ähnlich mögen die Reptilienschuppen entstanden sein. Die Bewegungen in den Wirbelgelenken und die Aktion der vielfach noch metameren Muskulatur führten zu Faltungen der Haut entsprechend den Rumpfsegmenten; die Schuppen entstanden zwischen je zwei Falten. Wenn aber nicht die innere Organisation (Metamerie) der Haut, sondern die mechanische Anpassung die Beschuppung bestimmt, so werden die gelegentlichen Abweichungen der Schuppen von der Regel verständlich, und auch Jourdrans Befunde erscheinen eher erklärlich.

Schon in der bisher gegebenen kurzen Besprechung der theoretischen Seite der Metameriefrage wurde auf die Wichtigkeit der Bestimmung der Innervation der Schuppen hingewiesen; unerläßlich wird deren Untersuchung aber bei der Beurteilung von Färbungs- und Zeichnungsverhältnissen. Denn die Innervation ist das einzige Mittel, das uns mit Sicherheit die Zugehörigkeit irgendeiner Hautstelle zu einem bestimmten Körpersegment erkennen läßt. Die Form, welche das Hautgebiet eines metameren Nerven beim Erwachsenen zeigt, gibt uns Aufschluß über die Wandlungen, welche dieses Gebiet, das Dermatom, phylo- und ontogenetisch durchgemacht hat (vgl. später S. 69).

Über metamere Zeichnung liegen bisher Angaben namentlich für die Säuger vor. Bei diesen kommt hierzu manchmal noch die Beurteilung der stufigen Behaarung bestimmter Abschnitte, einer Behaarungsform, die auf regelmäßigem Wechsel der Stärke und Dichte, sowie der Länge der Haare beruht.

Zur Einleitung ist es wohl notwendig, in kurzen Worten die Verhältnisse der metameren Innervation der Säugetierhaut zur Darstellung zu bringen. Die Hautgebiete einer hinteren Rückenmarkswurzel, die Dermatome, sind sehr breite Streifen, viel breiter als die cranio-caudale Ausdehnung eines Skelett- (oder Muskel-) segmentes, breiter als die Dermatome niederer Tierformen. Das Übergreifen erfolgt daher in noch ausgedehnterem Maße; jeder Punkt der Haut gehört mindestens zwei, oft drei und (in manchen Regionen) sogar 4—5 Dermatomen an. Für die schematische Darstellung wird freilich auf dieses Übergreifen gewöhnlich keine Rücksicht genommen;

man halbiert das zwei benachbarten Dermatomen gemeinsame Gebiet und weist jedem die Hälfte zu. So erhält man mit scharfen Grenzen aneinanderstoßende Zonen, die eigentlich eine Fiction sind. Allerdings scheinen die Dermatome eine Art Maximum der Sensibilität (vielleicht überhaupt des Einflusses der Nerven auf die Haut) in einem Mittelstreifen zu besitzen; doch läßt sich derselbe bisher nicht genauer abgrenzen. Von der ursprünglichen Gürtelform sind sie vielfach schon weit entfernt, namentlich an den Extremitäten, an denen sie stark in die Länge gezogen erscheinen. Da, wo sie die Gürtelform annähernd beibehalten haben, wie am Rumpf, sind sie fast ausnahmslos gegen die zugehörigen Skelettelemente caudalwärts verschoben. An den Extremitäten ist je eine über die ventrale und dorsale Seite verlaufende sogenannte Mittellinie dadurch ausgezeichnet, daß an derselben Segmente unmittelbar aneinander grenzen, welche numerisch nicht direkt aufeinander folgen. Die Extremitätensegmente sind, statt längs der Mittellinien des Körpers, von denen sie (im Laufe der Ontogenese) losgelöst wurden, längs dieser Linien aneinander gereiht. Dadurch ergeben sich ziemlich komplizierte und unregelmäßige Dermatomformen, namentlich am Übergang der Extremitäten in den Rumpf. Eine Übereinstimmung mit dem Skelett findet sich beim Säuger in keinem Teile des Körpers. (Näheres s. bei GROSSER [04 a].)

Alle diese Tatsachen, die erst namentlich durch die physiologischen Untersuchungen von SHERRINGTON (93, 98) und die anatomischen von BOLK (97, 98) sowie durch eine Reihe von klinischen Studien bekannt wurden, müssen berücksichtigt werden, wenn eine bestimmte Hautfärbung oder Form der Behaarung auf die Dermatomanordnung zurückgeführt werden soll.

Zu der Zeit, als der erste Aufsatz über den hier behandelten Gegenstand, der von HAACKE (90), erschien, waren diese Verhältnisse allerdings noch fast gänzlich unbekannt, es kann daher nicht wundernehmen, wenn die Ausführungen desselben überholt erscheinen. Da dieser Aufsatz aber namentlich von praktischer (dermatologischer) Seite vielfach zitiert wurde, so möge es gestattet sein, hier die Bedenken gegen HAACKES Darstellung vorzubringen.

HAACKE beschreibt das Zustandekommen der stufigen Behaarung des Schwanzes bei *Hapale* und *Cebus*; die Haare sind an den den Wirbelkörpern entsprechenden Hautstellen länger als im Bereiche der Wirbelgelenke. Ferner führt er an, daß die Querbänderung der hinteren Rückenhälfte bei *Hapale* (*jacchus*, *penicillata*), *Herpestes fasciatus* und *Suricata tetradactyla* dadurch hervorgerufen werde,

»daß auch auf dem Rücken die den Wirbelkörpern entsprechenden Hautstreifen stärker und länger behaart sind, als die dazwischen liegenden, und daß jedes einzelne Rückenhaar der genannten Tiere in regelmäßiger Weise verschiedenfarbig geringelt ist«. Für dieses Verhalten der Behaarung, das er für ein metameres hält, führt Haacke (nach einem Vorschlage von Claus) die Bezeichnung »Trichomerie« ein. Namentlich bei *Hapale penicillata* konnte er die Übereinstimmung der Haarstufen mit der Gliederung der Wirbelsäule durch Absengen der Haare feststellen. *Herpestes fasciatus* hat der Autor nur lebend untersucht; er gibt zwar an, daß die Farbenbänder nicht vollständig mit den Wirbeln übereinstimmen, setzt aber hinzu, daß dieser Mangel an Übereinstimmung nur ein scheinbarer sei, »dadurch hervorgerufen, daß die Behaarungsmetameren sich nicht alle bezüglich ihrer Haarlänge gleichen«. Die Trichomerie vermutet Haacke überdies (auf Grund der ihm vorliegenden Abbildungen) bei einer Reihe von Krallenaffen, bei *Herpestes zebra*, *Myrmecobius fasciatus* und *Lagostrophus fasciatus*, ja wahrscheinlich »bei allen oder vielen niederen Säugern, obgleich sie wegen der meistens ungünstigen Färbung und Zeichnung der einzelnen Haare nicht überall leicht nachzuweisen sein dürfte«.

Die Beschreibung der Verhältnisse bei *Herpestes* weist im einzelnen übrigens noch einige Ungenauigkeiten auf, wohl bedingt dadurch, daß Haacke eben nur das lebende Tier untersuchen konnte. Er sagt: »Die Trugbänderung bei den genannten, insofern als jedes Haar den andern im großen und ganzen gleicht, einfarbigen[1] Tieren wird nun im einzelnen hervorgerufen: ..... bei *Herpestes fasciatus* durch einen unteren weißen, mittleren schwarzen und oberen fahlen Ring an jedem Haar, die so zusammenwirken, daß die fahlen Enddrittel in jedem Querbande der hinteren Rückenhälfte mit den weißen Grunddritteln des folgenden Querbandes zusammenfallen.« Danach müßten eigentlich haarlose mit behaarten Streifen abwechseln. Auch Werner (94) hat nicht ganz recht, wenn er sagt, die Querstreifung unsres Tieres beruhe darauf, »daß in aufeinanderfolgenden Querreihen von Haaren die Spitzen abwechselnd dunkler

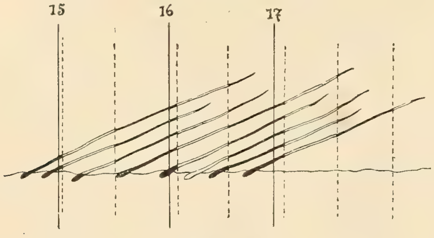


Fig. 4.
Das Zustandekommen der Querstreifung bei *Herpestes fasciatus* und die Stellung der einzelnen Haare im Streifensystem. Die punktierten vertikalen Linien entsprechen den Grenzen zwischen gelben und schwarzen Streifen, die voll ausgezogenen Linien den Eintrittstellen der Hautnerven (des 15. bis 17. thoracolumbalen Segmentes) und damit den Centren der Dermatome.

---

[1] Man kann das Tier in der Tat einfarbig erscheinen lassen, wenn man seine Haare aufstellt und von oben darauf sieht. Dann projizieren sich die Farbenringe der einzelnen Haare aufeinander und liefern eine Mischfarbe.

und mit der Basis gleichgefärbt sind«. Tatsächlich ist die Verteilung der Haare an dem einen von mir genau untersuchten Exemplare eine gleichmäßige, und die Haare weisen (Fig. 4) unten je nach ihrer Stellung im Streifensystem zunächst entweder einen weißen (manchmal gelben) oder einen schwarzen Ring auf[1]. In letzterem Falle folgt erst auf den schwarzen der weiße, dann (in allen Fällen) auf den weißen ein schwarzer, dann der fahlgelbe, schließlich entweder nochmals ein deutlicher schwarzer Ring oder wenigstens eine schwarze Färbung der Spitze. Die weißen und gelben Ringel fallen angesichts der schiefen Einpflanzung der Haare in der Projektion auf die Oberfläche des Tieres zusammen. Die Spitze des Haares ist auch dann schwarz, wenn dasselbe im Bereiche eines gelben Streifens endet; doch enden die meisten Haare in einem schwarzen Streifen, und insofern kann man auch bei *Herpestes* von einer stufigen Behaarung reden. Interessant ist namentlich, wie genau die Ringelung der Haare ihrer Stellung im Streifensystem angepaßt ist; steht das Haar am caudalen Rande eines Streifens, so ist der entsprechend gefärbte Grundringel entsprechend schmäler als bei einem weiter vorn (oralwärts) implantierten (schmale weiße Grundringel können übrigens auch unterdrückt werden, das Haar besitzt dann einen besonders breiten schwarzen Basalring). Alle diese Verhältnisse sind an der beigefügten Textfig. 4, welche genau nach einzelnen, an vorher bestimmter Stelle ausgezogenen Haaren angefertigt wurde, zu ersehen; sie geben uns ein schönes Beispiel einer bis ins kleinste Detail durchgeführten übereinstimmenden Anpassung einer Vielheit von Organen (eben der Haare) an einen bestimmten Gesamteffekt. Man könnte die hier geschilderte Form des Zustandekommens der Streifung vielleicht als Argument gegen die Selektion ebenso verwenden, wie dies ROUX mit den funktionellen Strukturen der Bindegewebsgruppe gemacht hat, da auch hier schon Tausende zufällig zweckmäßig gefärbter bzw. geringelter Haare nötig gewesen wären, »um nur den geringsten . . . bemerkbaren und durch Auslese züchtbaren Vorteil . . . hervorzubringen«. (ROUX, Der Kampf der Teile im Organismus, 1881.)

Kehren wir nun zur »Trichomerie« zurück. A priori läßt sich sagen, daß metamere Bildungen nicht nach dem darunter liegenden Skelett bestimmt werden dürfen, da die Dermatome mit letzterem nirgends übereinstimmen. Speziell bei *Herpestes fasciatus* aber besteht diese Übereinstimmung auch wirklich nicht (HAACKES Angabe, daß dies nur scheinbar sei, ist ein Irrtum). An dem Exemplar, das mir zur Verfügung stand (es kam lebend in meine Hände, wurde arteriell injiziert und dann präpariert), kommen (Textfig. 5) auf die Strecke vom 4. bis zum 19. Thoraco-Lumbalwirbeldorn, also auf 15 Wirbelhöhen, nur 12 Streifen, wobei der von HAACKE angeführte Unterschied in der Länge der Haare am proximalen und distalen Ende der Streifung, ein Unterschied, der eine successive Verschiebung der Streifen nach abwärts bewirkt, nur etwa eine halbe Streifenbreite beträgt[2].

---

[1] Nur die Wurzel selbst ist fast in allen Fällen pigmentiert.

[2] Es gilt dies eigentlich nur für den Fall, daß die Haare dem Körper ziemlich knapp anliegen, wie dies auch bei obiger bildlichen Darstellung der

Berücksichtigt man noch diesen Unterschied in der Haarlänge, so erhält man für 15 Wirbel $12^1/_2$ Streifen, von Übereinstimmung zwischen Skelett und Streifung kann also nicht gesprochen werden. Ist die letztere aber wirklich metamer, so muß sie mit dem Verhalten der Innervation in Einklang zu bringen sein. Am Rücken sind die Streifen, die etwa von der Mitte des Thorax an auftreten, auf das Gebiet der Rami posteriores der Spinalnerven beschränkt; diese führen vom 7. Thoracalis an (bei dem untersuchten Exemplar) nur laterale Hautäste. Die Eintrittsstellen dieser Nerven in die Haut wurden durch Nadeln, welche durch die Haut durchgesteckt wurden, nach außen projiziert und in das Streifensystem eingezeichnet (siehe Textfig. 5); die Nerven verteilen sich dann weiter in der Haut von der Eintrittsstelle nahezu senkrecht zur Körperachse, also ungefähr parallel den Streifenrändern. Man findet nun für 12 Hautäste 11 Streifen des Rumpfes, bzw. bei Berücksichtigung der Haarlänge $11^1/_2$ Streifen, die ihrem Verlaufe nach der Längenausdehnung des Dermatoms ungefähr entsprechen. Man könnte also, wenn man von dem Einflusse des Übereinandergreifens der Dermatome vorläufig absieht (vgl. später S. 69) und zunächst nur die Anordnung derselben berücksichtigt, an die Ausbildung wirklicher Trichomeren am Thorax denken; betrachten wir aber die Streifen der Lumbal- und Sacralgegend, so finden wir, daß dieselben unbekümmert um das hier total verschiedene Verhalten der

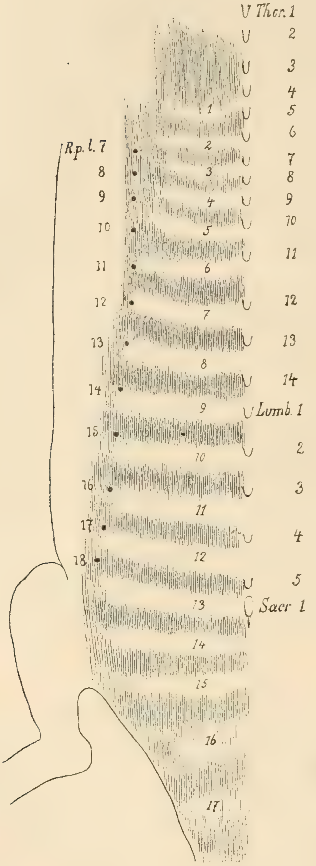


Fig. 5.
Die Querstreifen von *Herpestes faciatus* mit der Lage der Wirbeldorne und den Eintrittstellen der Hautnerven in die Haut. $^2/_3$ natürliche Größe. *R.p.l*, Eintrittstelle des Ramus posterior lateralis in die Haut.

Fall war. Denn da für die Färbung doch die mehr endständigen fahlgelben Ringel hauptsächlich in Betracht kommen, so ist die Lage der Streifen verschieden, je nach dem Grade des Anliegens der Haare — ein Moment, das eine ganz exakte Streifenbestimmung überhaupt vereitelt.

Dermatome sich gleichmäßig auf das Gebiet des Kreuzbeins und die Außenfläche des Oberschenkels bis an die Schwanzwurzel fortsetzen. Gerade dieses Verhalten läßt es allein schon als sicher erscheinen, daß die Streifung bei *Herpestes fasciatus* mit der Metamerie nichts zu tun hat und ihr nur zufällig im Bereiche der Thoraxdermatome sehr nahe kommt.

Für *Hapale* anderseits kann gleichfalls mit Sicherheit vorausgesagt werden, daß die Streifen, wenn sie wirklich, wie Haacke durch Absengen der Haare festgestellt hat, streng der Skelettgliederung entsprechen, nicht metamer sind; die stärkere Entwicklung der Haare auf den Wirbelkörpern ist vielleicht mechanisch zu erklären, etwa in der Weise, daß die Haut, die auf harter Unterlage stärkeren Traumen ausgesetzt ist, durch Ausbildung eines stärkeren Haarkleides reagiert.

Auch die übrigen von Haacke angeführten Tiere können nicht metamer gestreift sein; dies erhellt schon ohne genauere Untersuchung, beim bloßen Studium von Abbildungen und von ausgestopften Exemplaren[1], aus der Tatsache, daß bei allen die Streifung wie bei *Herpestes* von der lumbalen ganz gleichmäßig auf die Sacralregion und den Oberschenkel übergeht.

Von *Myrmecobius fasciatus*, den Haacke anhangsweise erwähnt, besitzt das Wiener Hofmuseum zwei ausgestopfte Exemplare. Das größere weist absolut und relativ mehr Streifen auf als das kleinere (absolute Zahlen zehn gegen sieben, da die Streifen des kleineren Tieres erst weiter caudalwärts anfangen; relativ kommen auf das Gebiet der letzten sieben Streifen des größeren Tieres nur etwa fünf bis sechs beim kleineren). Auch bei dem größeren Exemplar ist die Zahl der Streifen sicher geringer als die der Dermatome desselben Gebietes. Überdies sind die Distanzen wechselnd und mehrfach am dorsalen Ende größer als am ventralen, während die Dermatome an der ventralen Seite breiter sein müssen. Auch bei *Myrmecobius* reicht die Querstreifung bis auf den Oberschenkel. Dasselbe gilt auch noch für andre, von Haacke nicht erwähnte, quergestreifte Säugetiere, so für den Beutelwolf, *Thylacinus cynocephalus* Harr., und namentlich für die Antilope *Cephalophus doria* Ogilby, wo die wunderschön scharf abgesetzten schwarz-gelben Querbänder bis auf die Schwanzwurzel ganz gleichmäßig fortgesetzt sind. Auch sind bei dieser Form die ersten drei bis vier Streifen, die die Schultergegend einnehmen, viel schmäler und einander viel mehr genähert als die weiter caudalwärts gelegenen, während die Dermatome dieser Gegend erstens mit Rücksicht auf den Abgang der vorderen Extremität Abweichungen von der Streifenform aufweisen, zweitens nicht schmäler sind als weiter caudalwärts. Bei andern Antilopen, wie *Strepsiceros strepsice-*

---

[1] Mir standen die Exemplare des Wiener naturhistorischen Hofmuseums hierbei zur Verfügung, wofür ich dem Herrn Custos Dr. L. v. Lorenz-Liburnau sehr zu Dank verpflichtet bin.

ros L. und *Tragelaphus imberbis* Schd. finden sich überhaupt nur vereinzelte Querstreifen in verschiedenen Abständen am Rücken, Streifen, die sich aber auch am Kreuz und Oberschenkel wiederholen, ganz unbekümmert um die Anordnung der Dermatome. Wieder eine andre Antilope, *Connochaetes taurina* H. Smith, zeigt senkrecht zur Körperachse verlaufende Streifen am Halse und am Rumpfe. Während aber die Rumpfstreifen, ihrer Zahl und Anordnung nach, soweit sich dies aus der Betrachtung des ausgestopften Tieres entnehmen läßt, ähnlich wie bei *Herpestes fasciatus* ungefähr segmental sein könnten, sind die queren Halsstreifen in ziemlich großer Anzahl, knapp nebeneinander, ausgebildet, also in Zahl und Verlaufsrichtung verschieden von den Wurzelfeldern.

Auch ein naher Verwandter des *Herpestes fasciatus*, der *Herpestes badius* Smith, zeigt, wie wenig die Streifung zur Bestimmung der Metamerie zu verwenden ist. *Herpestes badius* besitzt allerdings wenig ausgesprochene, in Tupfen aufgelöste, aber immerhin noch erkennbare, ganz schmale, dicht gedrängte Querstreifen, und während die des *Herpestes fasciatus* (am Rumpfe) weniger zahlreich waren als die Segmente, sind die des *badius* viel zahlreicher.

Bedenklich machen müssen auch die gelegentlich auftretenden Unregelmäßigkeiten der Streifen, die ich z. B. an einigen ausgestopften Exemplaren von *Herpestes fasciatus* und von *Suricata suricata* Erxl. beobachten konnte. Es kommen Verdoppelungen der Seitenteile der Streifen vor, es können die seitlichen Anteile zweier Streifen zusammenfließen, es können mitten in einem gelben Bande kurze schwarze Zwischenstreifen erscheinen — alles Unregelmäßigkeiten, die aus der Anordnung der Dermatome nicht erklärlich sind.

Für die bisher besprochenen Säuger kann man also das Vorkommen einfach metamerer Querstreifungen schon wegen mangelnder topographischer Übereinstimmung mit den Dermatomen verneinen. Es wäre nun, ähnlich wie bei der Betrachtung der Reptilienschuppen, zu erörtern, ob wir mit Rücksicht auf die Phylogenese überhaupt ein Auftreten metamerer Streifenbildung zu erwarten haben, und inwiefern die von der Physiologie gelehrten komplizierten Eigenschaften der Dermatome auf die Färbung in andrer Weise Einfluß nehmen mögen.

Soweit wir die Phylogenese bisher beurteilen können, sind die Querstreifen der Säuger nichts Ursprüngliches, sondern eine sehr spät erworbene Anpassung. Die darüber vorliegenden Arbeiten gelangen alle zu dem Schlusse, daß die Färbungselemente, soweit überhaupt schon welche differenziert waren, ursprünglich in Längsreihen angeordnet waren, ähnlich wie bei Reptilien und Amphibien. Eimer z. B. (81, 85—88) und seine Schüler[1] nehmen an, daß die ursprünglichen Formen längsgestreift waren, und daß aus diesen Längsstreifen zunächst Längsreihen von Flecken, aus diesen Querreihen, und erst aus diesen Querstreifen hervorgingen. Nach Werner (90,

---

[1] U. a. M. v. Linden (00), Zenneck (94, 98).

92, 94) sind Längsreihen von Flecken das Primäre; die Entstehung der Querstreifen erfolgt gleichfalls durch Vermittlung von Querreihen. Auf jeden Fall zeigen nur die differenziertesten Formen die Querstreifung; das Primäre ist die Anordnung der Elemente entsprechend der Längsachse. Es wäre nun gewiß sehr merkwürdig, wenn ein so ursprünglicher Charakter wie die Metamerie eines Organs auf dem Wege einer spät erworbenen Anpassung wieder in Erscheinung treten würde.

Im einzelnen, namentlich über die Anordnung und Zahl der primären Längselemente, bestehen zwischen den genannten Forschern verschiedene Meinungen, auf die hier einzugehen mir die Kompetenz mangelt. In der für uns wichtigsten Frage sind sie, wie erwähnt, einig. Bei den Reptilien ist die Zeichnungsfrage vielleicht noch genauer durchgearbeitet als bei den Säugern; und hier ist auch der Mangel an Übereinstimmung zwischen dem segmentalen Bau und der Querstreifung besonders leicht nachweisbar, da die Schuppenreihen uns Aufschluß über die Zahl der Segmente geben. Die Querstreifen begreifen immer (Schlangen, Eidechsen, Krokodile; vgl. auch vorn S. 57) eine Vielheit von Schuppenreihen und Segmenten in sich und halten sich gar nicht an deren Grenzen.

Alle Angaben, welche die einfache Querstreifung als Ausdruck einer metameren Anordnung des Hautpigments darstellen, machen die Voraussetzung, daß die Dermatome sozusagen wie Bausteine nebeneinander gelegt sind, daß ihr gegenseitiges Übergreifen keinen Einfluß hat. Daß diese Voraussetzung ihre theoretischen Schwierigkeiten hat, wurde bereits erwähnt; es sei auch gleich bemerkt, daß die Physiologen niemals eine ähnliche Ansicht vertreten haben. Wir wollen uns hier zunächst die Frage vorlegen, wie denn dieses Übergreifen zustande kommt. Nach der Auffassung von Eisler (02) treten die Elemente der Haut sehr frühzeitig mit dem Nervensystem in Verbindung; sie werden bei den zahllosen, nach allen Richtungen erfolgenden Zellteilungen zunächst an der Grenze zweier Gebiete immer inniger durcheinander gemischt und dringen schließlich sogar von einem Segment bis ins zweitnächste oder noch weiter vor, immer unter Erhaltung ihrer ursprünglichen nervösen Verbindung. Die Elemente eines Segments liegen also nirgends ungemischt vor, sind auf einen großen Raum verteilt und würden, wenn sie in ihrer Gesamtheit von den Elementen der Nachbarsegmente verschieden wären, ein von der gewöhnlichen Vorstellung eines metameren Gebildes sehr abweichendes Gesamtbild geben.

Diese Schwierigkeiten hat schon Sherrington gefühlt und sich in der Frage metamerer Färbungen sehr vorsichtig geäußert. Er sagt (93): »The stripes on the back and side of the Tiger present a general correspondence with the segmental arrangement of the skin in that part, but all the structures of the body are there so segmentally arranged that it is only possible to say that the surface-markings follow the direction of the rest of the segmentation. On the buttock and thigh the direction of the skin-marks does follow the arrangement of the sensory root fields in a general kind of way, but without detailed correspondence except in the following particular. The existence of what I have called the mid-dorsal line of the limb is plainly recognizable by the skin-markings. The stripes start from and meet on a line which, in position and length, corresponds with the mid-dorsal line of the limb described above. Below the knee the striping largely fails, and such as is present tends round the leg in a ring-like fashion. The correspondence there is wanting.

»The skin stripes of the Zebra follow the segmental arrangement on the trunk and neck, and exhibit the peculiarity of being boldly continuous accross the mid-dorsal line. It is therefore interesting that the arrangement of the cutaneous stripes on the haunch differs from that of the Tiger in also passing boldly accross the haunch, that is to say, bears the same relation as to the mid-dorsal line of the body. The stripe on the shoulder of the Ass corresponds with the mid-dorsal line of the fore-limb.«

Diese Angaben kommen eigentlich fast einer Absage an die metamere Natur der Streifen gleich, wenn man die noch zu besprechende Frage des Vorkommens der Mittellinien ausnimmt. Denn daß die Zebrastreifen über die Mittellinie der hinteren Extremität hinweg verlaufen, kann nicht als Beweis für ihre segmentale Natur gelten. Gerade die Verhältnisse bei den Zebras, deren Besprechung mit Rücksicht auf SHERRINGTONS Angaben erst jetzt erfolgen möge, wären wohl allein hinreichend, um die Inkongruenz zwischen Streifung und Metamerie zu erweisen.

Die einzelnen Zebraarten sind, von der Streifung abgesehen, einander ungemein ähnlich. Mit Ausnahme von gewissen Proportionsverschiedenheiten, die einzelne Arten mehr dem Pferdetypus, andre mehr dem Eseltypus zuweisen, bestehen anatomische Unterschiede wohl überhaupt kaum; namentlich sind die Wirbel- und damit die Segmentzahlen bei allen Equiden im wesentlichen gleich[1], und die

---

[1] Nach der Tabelle GIEBELS in BRONNS Klassen und Ordnungen kommen wohl kleine Verschiedenheiten vor, die aber der individuellen Variabilität zuzu-

Nervenverteilung wird dementsprechend kaum Unterschiede aufweisen. Selbst die absoluten Größen der einzelnen Arten sind nicht wesentlich verschieden. Die Dermatome haben also wohl bei allen gleiche Lage, Gestalt und Ausdehnung. Vergleicht man aber die Streifungen, so findet man ganz merkwürdige Unterschiede.

So schon in der Zahl der Streifen. *Equus Grevyi* Mln. Edw. (Fig. 6) hat viel mehr Streifen an Hals und Rumpf als die andern Formen, am Rumpf z. B. etwa doppelt so viel als *Equus Selousi* Pocock (Fig. 8). An der hinteren Rumpfhälfte könnte man bei dem ersteren vielleicht in einem der Streifen den Beginn der dorsalen Mittellinie der hinteren Extremität, vom Beginn der Medianlinie bis etwa zum Hüftgelenk, erkennen; distalwärts vom Hüftgelenk verlaufen dann die Streifen, wie SHERRINGTON dies angibt, unbekümmert um die Mittellinie quer zur Achse der Extremität. Bei *Equus zebra* L. (Fig. 7) ist von einer Mittellinie nichts zu sehen; von den quer über das Bein verlaufenden Streifen greifen in dem dargestellten Falle bereits zwei (und ein dritter mit einem kleinen Ausläufer) auf den Rumpf über[1]. An dem im Wiener Hofmuseum aufbewahrten Exemplar derselben Art bleiben diese Streifen auf einen verhältnismäßig schmäleren Teil des Rumpfes beschränkt, da die Rumpfstreifen (um 2—3) zahlreicher und daher gedrängter sind. Bei *E. Chapmani* Layard (im Wiener Hofmuseum; eine Photographie der Species bei HECK) greifen vier Streifen, ziemlich steil absteigend, etwas ausgiebiger auf den hinteren Teil des Rumpfes über, und bei *E. Selousi* (Fig. 8) ist ein ganz nennenswerter Teil des Rumpfes, fast die Hälfte[2], in das Streifensystem des Beines einbezogen, ähnlich wie bei dem nur überhaupt weniger scharf gezeichneten *E. quagga* Gmel. des Hofmuseums. Gerade diese successive Einbeziehung des Rumpfes in das Streifensystem des Beines paßt zur Metamerie in keiner Weise[3]. Es gibt auch Arten (z. B. *E. Burchelli* Gray), bei denen innerhalb der weißen noch kleine schwarze Nebenstreifen vorkommen (vgl. die Photographie bei HECK). Überdies kommt bei manchen Zebras ein

---

rechnen sein dürften. Es sind 18 thorakale, 5 bis 6 lumbale, 5 bis 6 sacrale und 17 bis 19 caudale Wirbel vorhanden.

[1] Auch die Fortsetzung der Querstreifung entlang der Medianlinie des Körpers auf die Sacralgegend paßt nicht ins metamere Schema.

[2] Das *Equus Selousi* des Wiener Hofmuseums unterscheidet sich von dem abgebildeten dadurch, daß noch ein Rumpfstreifen mehr an die schrägen Streifen des Kreuzes angeschlossen ist.

[3] An der freien Extremität findet man überhaupt bei keinem Säugetier eine auf Dermatome beziehbare Zeichnung (außer den Mittellinien).

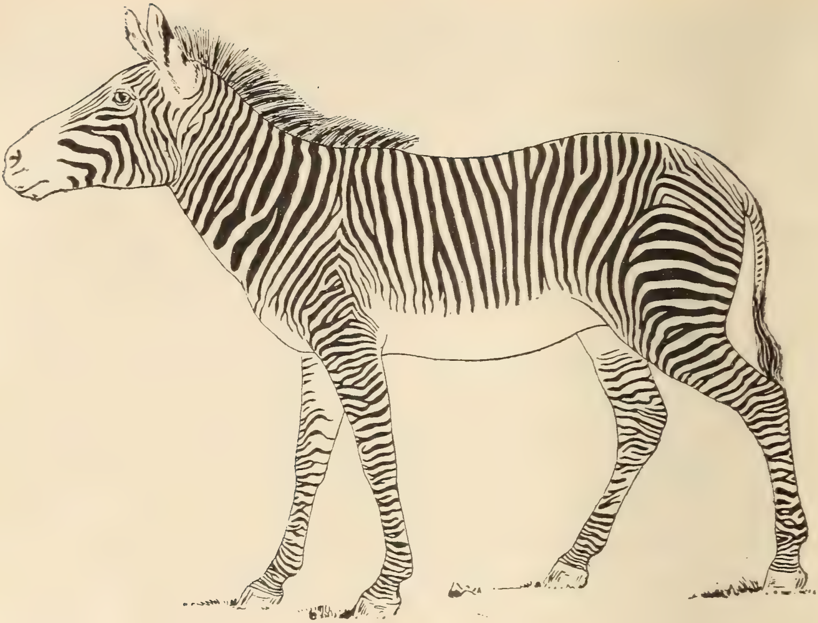


Fig. 6.

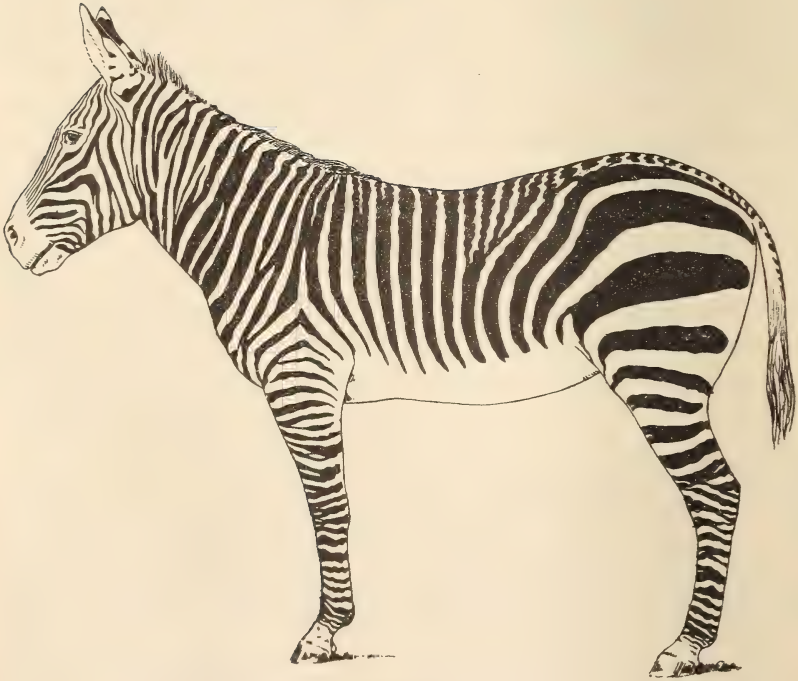


Fig. 7.

Alternieren der Streifen an der dorsalen Mittellinie vor (Werner 94), und auch dies widerspricht auf das bestimmteste der Annahme eines Zusammenhanges zwischen Innervation und Färbung. Streifensysteme sind eben nirgends auf die Segmente zurückführbar; und wenn hier und da ein paar Streifen in das Schema zu passen scheinen, so stehen gleich daneben andre, bei denen dies ausgeschlossen ist.

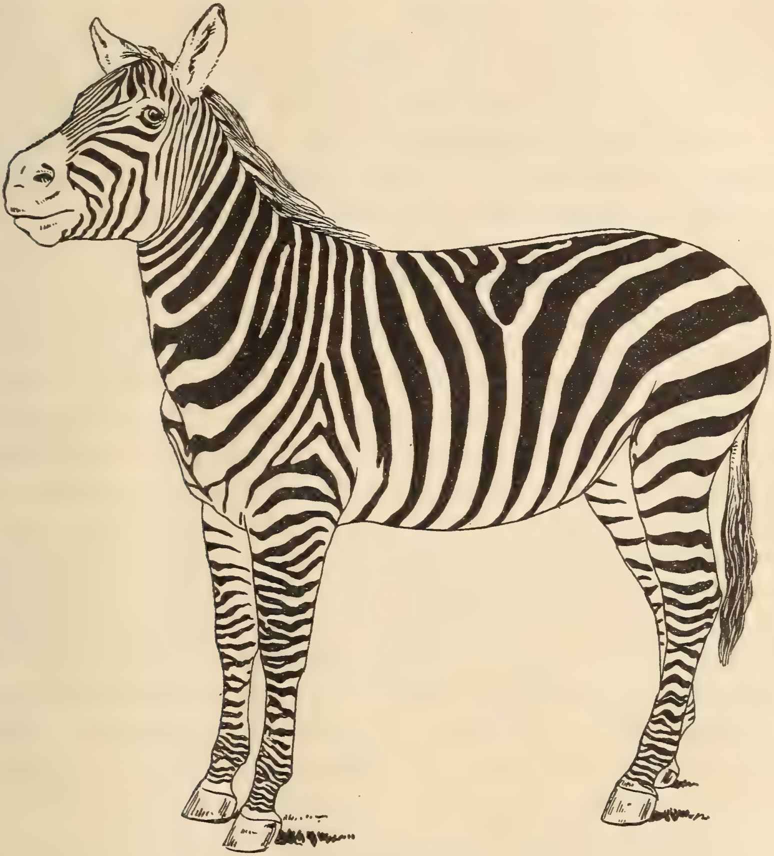


Fig. 8.

Fig. 6. *Equus Grevyi.* Kopie nach einer Abbildung in den Proceedings Zool. Soc. London 1882. — Fig. 7. *Equus Zebra.* Nach einer Photographie in »Kloof and Karroo«, by H. A. Bryden, London 1889. — Fig. 8. *Equus Selousi.* Nach einer im Wiener Hofmuseum befindlichen Photographie eines Exemplars der Sammlung Holub.

Bei allen Zebras aber kehrt eine Linie wieder, die von der Medianlinie senkrecht bis etwa zum Schultergelenk verläuft und sich hier in die mehr quergestellten Streifen der vorderen Extremität gabelt. Sie entspricht dem beim Esel vorhandenen dunklen Schulterstreifen, den Sherrington als die äußere Mittellinie der vorderen Extremität bezeichnet (s. S. 63). Beim Tiger findet er die der hinteren Extremität; ja an manchen Exemplaren dieses Tieres kann man sogar sämtliche vier Mittellinien, also an jeder Extremität die äußere und die innere, erkennen. Sie charakterisieren sich durch proximalwärts gerichtete Ausbuchtungen, Zacken oder Unterbrechungen der queren Extremitätenstreifen. Ähnliches zeigen auch andre Katzenarten, so z. B. *Felis caligata* Temm. (Wiener Hofmuseum).

Es wäre nicht ausgesschlossen, daß dieses Sichtbarwerden der Mittellinien im Gegensatze zu allen andern Streifungen tatsächlich mit dem segmentalen Bau zusammenhängt. Wir wissen, daß die Mittellinien der Extremitäten diejenigen Stellen der Haut sind, an welchen die Dermatome am wenigsten übereinandergreifen, an denen sie, entwicklungsgeschichtlich, am spätesten zur Berührung und gegenseitigen Beeinflussung gelangt sind. In welcher Art aber diese Vorgänge auf die Färbung rückwirken sollen, entzieht sich allerdings gegenwärtig noch unsrer Beurteilung. Stutzig muß uns immerhin auch machen, daß bei den Equiden zwar ein Stück der vorderen Mittellinie fast konstant, die hintere dagegen fast nie sichtbar sein sollte. Überdies steht die experimentelle Prüfung noch aus.

Daß aber überhaupt nicht die Form der Dermatome als Ganzes, sondern ihr Übereinandergreifen, ihre Interferenz auf die Färbung von Einfluß werden kann, hat Winkler (03) zuerst ausgesprochen. Allerdings will Winkler die Streifen der Katze, des Zebra usw. auf Interferenzen zurückführen; und für das letztere wäre dem entgegen eigentlich nur zu wiederholen, was soeben gesagt wurde. Wenn gleich gebaute Tiere ganz verschiedene Streifungstypen aufweisen, ja wenn Individuen derselben Species große Unterschiede aufweisen, so ist das durch Interferenz nicht zu erklären, sondern nur so, daß die Zeichnung der Haut ihren eignen Gesetzen gehorcht, unbekümmert um die Metamerie.

Winkler (03) und auch sein Schüler v. Rijnberk (04) haben noch ein andres Prinzip aufgestellt, auf Grund dessen Beziehungen der Metamerie zur Färbung des Tieres feststellbar sein sollen. Ihrer Ansicht nach sind nicht alle Segmente gleich beteiligt, sondern nur einzelne von ihnen geben dem Individuum sein Gepräge. Winkler führt dafür Beispiele aus dem Kreise der Säugetiere an, v. Rijnberk wendet es auf die Selachier an; wir gelangen damit auch zur Besprechung der dritten Wirbeltierklasse, für welche solche Beziehungen überhaupt bisher angegeben wurden (vgl. auch S. 60).

Die genannten Autoren nehmen an, daß die einzelnen Segmente in verschiedenem Maße befähigt sind, Pigment zu bilden — der Grund dafür ist nach v. Rijnberk vielleicht im Verhalten des Sympathicus zu suchen[1]. So meint Winkler mit Rücksicht auf schwarze Kühe (der Lakefeld-Rasse) und Kaninchen, welche scharf abgesetzte weiße Bänder und Flecken zeigen: »Wer diese Bänder und Flecken auf dem Rumpf ansieht und mit den jetzt beschriebenen Rückendreiecken und Bauchdreiecken (gemeint sind an den Mittellinien des Körpers gelegene dreieckige unempfindliche Felder, wie sie nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln auftreten) vergleicht, wird den Eindruck einer großen Übereinstimmung zwischen den pigmentlosen Partien und den analgetischen Ausfallsfeldern nicht los werden können. In beiden Fällen handelt es sich um Ausfallsfelder . . . Bei solch einem schwarzen Thier besitzt ein einzelnes Segment nicht die Eigenschaft, schwarzes Pigment zu formen, und das verrät sich an der Peripherie als ein weißes Bauchdreieck, oder zwei nebeneinander liegende Segmente haben diese Eigenschaft nicht, dann entsteht ein Rückendreieck und ein Bauchdreieck usw.« Freilich ist der exakte Beweis hierfür erst für eine spätere Zeit in Aussicht gestellt; auch ist nicht gesagt, wie diese Anschauung mit der kurz vorher geäußerten, daß jede Hautstelle wenigstens drei Dermatomen angehöre, vereinbar ist — es sei denn, daß man wieder nicht dem ganzen Dermatom die Fähigkeit, Pigment zu bilden, zuschreibt, sondern nur einem — nicht genauer bestimmbaren — zentral gelegenen Anteile. Auch die genannten dreieckigen Ausfallsfelder entsehen nur durch Schädigungen der Dermatome bzw. ihrer Nerven bei der Operation, wobei centrale Teile, die »Kernfelder« Winklers, die

---

[1] Die Metameren des Sympathicus, die Ganglien des Grenzstranges, stehen wirklich in naher Beziehung zu den Dermatomen. Dies beweisen physiologische Untersuchungen, namentlich über sekretorische und pilomotorische Fasern (Langley, Sherrington), und pathologische Erfahrungen (über Schmerzirradiation von inneren Organen aus; Head). Doch herrscht auf diesem Gebiete noch mannigfache Unklarheit. Vgl. dazu das Sammelreferat des Autors (04). — Ein merkwürdiges Beispiel für diesen Zusammenhang hat Sherrington (93) — allerdings mit einer gewissen Reserve — angeführt. Die »semierektile« Haut der Perinealgegend und Umgebung von *Macacus rhesus* ♀, die während der Menstrualperiode anschwillt, die »Sexualhaut« dieser Tiere, entspricht (bei Annahme eines etwas geringeren Übergreifens) dem Gebiet der achten, neunten und zehnten post-thoracischen Rückenmarkswurzeln, die auch mit den Genitalorganen verbunden sind. Es wäre dies also ein Beispiel für segmental angeordnete Vasomotoren und einen entsprechenden Bau eines Hautfeldes unter ihrem Einfluß. Beim Männchen ist dieses Feld viel seltener gut markiert.

Sensibilität länger bewahren als die Peripherie; aber die Ausdehnung der Kernfelder ist, wie der Autor selbst zugibt, abhängig von dem Grade der Intaktheit der hinteren Rückenmarkswurzeln und der Höhe des zur Bestimmung der Sensibilität angewendeten Reizes[1]. Jedenfalls wird angesichts dieser Umstände die Winklersche Hypothese sehr unsicher und ist vorläufig noch nicht ohne weiteres annehmbar.

An denselben Mängeln leidet auch die Untersuchung v. Rijnberks an Selachiern. Der Autor findet, daß die Längsreihen von Flecken, welche sich beim erwachsenen *Scyllium* (*canicula* und *catulus*) finden, ontogenetisch aus einigen wenigen Querbändern des Rumpfes hervorgehen. Wir finden anfangs am Rumpfe sechs größere, ventralwärts zugespitzte, und zwischen diesen meist noch je ein kleineres, fast immer unterbrochenes Querband; in diesen Bändern treten im Laufe der Entwicklung schwarze Punkte auf, die während des weiteren Wachstums in Kreise, in Halbmonde, in Punktreihen, die auf einer Kreislinie liegen, usw. aufgelöst werden — Befunde, die an sich interessant und wertvoll sind, weil sie einen Einblick in die Art des Hautwachstums geben. Die ursprünglichen Querbänder erreichen die ventrale Mittellinie nicht[2]; keines der Bänder hat auch nur entfernt die Gestalt und Ausdehnung eines Dermatoms, dessen Form, von v. Rijnberk selbst in derselben Abhandlung nachgewiesen, die eines Trapezes mit der längeren Grundlinie an der ventralen Mittellinie darstellt. Überdies sind beim Haifisch die »Kernfelder« von den ganzen Dermatomen (Wurzelgebieten) nicht oder wenigstens »sehr wenig verschieden. Auch wenn sie kleiner sind, sind ihre Formen mit denen des ganzen Wurzelgebietes kongruent«. Trotzdem, und obwohl der Begriff des Kernfeldes überhaupt ein schwankender ist (vgl. vorn S. 75), führt v. Rijnberk die Bänder auf Kernfelder zurück, da er in ihrer Form Ähnlichkeiten mit den von ihm früher dargestellten »Kernfeldern« des Hundes (!) findet; er stellt sich vor, daß einzelne Segmente oder Segmentgruppen in ihren

---

[1] Anderseits ist ein metameres Hautfeld des Sympathicus wahrscheinlich wirklich kleiner als das Gebiet einer hinteren Rückenmarkswurzel (Sherrington, Langley, Head), ein Umstand, den allerdings gerade Winkler nicht anerkennen will. Doch sprechen dafür auch entwicklungsgeschichtliche Erwägungen, da der Sympathicus jedenfalls später mit der Haut in Verbindung tritt als der sensible Nerv, und da die Vermischung und Durcheinanderwürfelung und damit auch die Ausbreitung der Dermatomelemente in späteren Stadien wohl weniger ausgiebig ist (vgl. S. 69).

[2] Mit Ausnahme des letzten, das schon auf der Schwanzflosse liegt.

Kernfeldern, die er mit den Innervationsgebieten der einzelnen Grenzstrangganglien identifiziert[1], besonders zur Pigmentbildung befähigt sind, also die ursprünglichen Querbänder erzeugen, aus denen dann die Zeichnung des erwachsenen Tieres hervorgeht.

Auch v. Rijnberk ist uns also den Beweis für seine Hypothese schuldig geblieben. Trotzdem mag sie — wenigstens im Kern — richtig sein. Dafür, daß Änderungen der Färbung sich an Segmentgrenzen halten, sind auch noch von andrer Seite Befunde angeführt worden. So wurde von Brissaud (99) hervorgehoben, daß manche Oviden und eine Kaninchenrasse, die »holländische«, halb (vorn) schwarz, halb (rückwärts) weiß sind; die Färbung wird durch eine kreisförmig um den Leib, senkrecht zur Körperachse, verlaufende Linie scharf begrenzt. (Ein ebenso gefärbtes Exemplar einer Sattelziege befindet sich im Wiener Hofmuseum.) Brissaud glaubte allerdings dieses Verhalten nur aus dem segmentalen inneren Bau des Rückenmarkes selbst erklären zu können, da ihm die Form der Wurzelfelder (Dermatome) und der Verlauf ihrer Grenzlinien noch unbekannt war. Tatsächlich stimmt aber der Verlauf dieser Färbungsgrenze mit der der Dermatomgrenzen. Freilich ist der Schluß aus einer solchen Übereinstimmung auf eine gegenseitige Abhängigkeit kein zwingender, da wir ja eine ganze Reihe von Fällen besprochen haben, in denen ein wiederholtes Auftreten solcher Linien senkrecht zur Körperachse (bei Ausbildung von Querbändern) auf die Dermatome sich nicht zurückführen läßt.

Auch in der menschlichen Pathologie hat sich bisher eine Abhängigkeit der Pigmentation von dem metameren Körperbau noch nicht wirklich nachweisen lassen, weder für die erworbenen noch für die angeborenen Pigmentveränderungen, obwohl gerade für die letztere Gruppe (Muttermäler und ähnliche Bildungen) ein Zusammenhang denkbar erscheint. (Vgl. hierzu Blaschko [02] und Grosser [04a].)

Überblicken wir die Ergebnisse vorstehender Untersuchungen, so müssen wir gestehen, daß sie wohl ziemlich negativer Natur sind. Keine der bisher gemachten Angaben (mit Ausnahme vielleicht der Mayerschen) über einen metameren Bau der Haut ist wirklich bewiesen; ja der größte Teil derselben ist unhaltbar oder mindestens anfechtbar. Wenn wir die segmentale Aufeinanderfolge z. B. bei vielen Reptilienschuppen auch zugestehen müssen, so haben wir doch in ihr höchstwahrscheinlich ein sekundäres, auf mechanische Momente rückführbares Verhalten zu sehen. Wir können RABL nur beistimmen, wenn er in der Verzeichnung seines eingangs zitierten Befundes über die Eidechsenschuppen das Wort »Metamerie« vermeidet und nur von der Möglichkeit, auf die Wirbelzahl zu schließen, spricht. Für die Säuger (und Selachier?) kommen die Interferenz der Dermatome (an den Mittellinien) und die verschiedene Fähigkeit derselben, Pigment zu bilden, vielleicht in Betracht — hier wird aber die genauere Erkenntnis der Eigenschaften der Dermatome, also die Physiologie, das letzte Wort noch zu sprechen haben.

---

[1] Vgl. hierzu die Anm. auf S. 75.

Wien, im Juli 1905.

Literaturverzeichnis.

02. A. BLASCHKO, Die Nervenverteilung in der Haut in ihren Beziehungen zu den Erkrankungen der Haut. Bericht, erstattet a. d. VII. Kongreß d. Deutschen Dermatologischen Gesellschaft.

97, 98. L. BOLK, Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers. I. u. II. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV u. XXVI.

99. E. BRISSAUD, La métamérie dans les trophonévroses. Nouv. Iconogr. de la Salpêtrière. T. XII.

81. TH. EIMER, Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. XLVII, I.

85—88. —— Über die Zeichnung der Tiere. Zeitschrift HUMBOLDT.

02. P. EISLER, Über die Ursache der Geflechtsbildung an den peripheren Nerven. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Anat. Anz. Bd. XX. Ergänzungsheft.

01. H. GADOW, The Cambridge natural history. Amphibia and Reptilia. London.

04a. O. GROSSER, Die Metamerie der Haut. Sammelreferat. Centralblatt f. d. Grenzgebiete d. Medicin u. Chirurgie. Bd. VII.

04b. —— On the metamerie structure of the skin in vertebrates. Proceedings of the anatom. soc. of Great Britain and Ireland. (Journal of Anat. and Phys. Vol. XXXIX.)

02. O. GROSSER u. A. FRÖHLICH, Beiträge zur Kenntnis der Dermatome der menschlichen Rumpfhaut. Morphol. Jahrb. Bd. XXX.

90. W. HAACKE, Über Metamerenbildung am Säugethierkleide. Bericht über die SENCKENBERGsche naturforschende Gesellschaft in Frankfurt a. M.

L. HECK, Lebende Bilder aus dem Reiche der Thiere. Augenblicksaufnahmen n. d. lebenden Thierbestande d. Berliner zool. Gartens. Ohne Jahreszahl.

04. E. JOURDRAN, Les Ophidiens de Madagascar. Paris. (Thèse.)

77. C. KERBERT, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.

86. P. MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. VI.

00. M. Gräfin v. Linden, Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. Biolog. Centralblatt. Bd. XX.

97. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. I. Leipzig. (Vorwort.)

93. J. A. Ryder, On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. Philadelphia, for the year 1892.

93, 98. Ch. S. Sherrington, Experiments in examination of the peripheral distribution of the fibres of the posterior roots of some spinal nerves. Part I and II. Phil. Transact. R. Soc. London. Vol. CLXXXIV and CXC.

04. G. A. van Rijnberk, Beobachtungen über die Pigmentation der Haut bei Scyllium catulus und canicula, und ihre Zuordnung zu der segmentalen Hautinnervation dieser Tiere. Petrus Camper Bd. III.

05. —— Sui disegni cutanei dei Vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. Rendic. R. Acc. dei Lincei. Roma. Vol. XIV. (Erhalten nach Abschluß der Korrektur.)

90. F. Werner, Untersuchungen über die Zeichnungen der Schlangen. Wien.

92, 94. —— Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Systematik. Bd. VI u. VII.

03. C. Winkler, Über die Rumpfdermatome, ein experimenteller Beitrag zur Lehre der Segmentalinnervation der Haut. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurologie. Bd. XIII.

04. A. H. Young and A. Robinson, Observations on the development and morphology of the tail. Brit. Med. Journal. II.

49. J. Zenneck, Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII.

98. —— Die Zeichnung der Boiden. Ibid. Bd. LXIV.

87—90. K. Zittel, Handbuch der Paläontologie. I. Paläozoologie. Bd. III.

Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa (var. distans) und deren larvale Excretionsorgane.

Von

O. C. Glaser
(Baltimore).

(From the Biol. Laborat. of the Johns Hopkins University Baltimore Md. U. S. A.

Mit Tafel VI—IX und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Fasciolaria tulipa gehört wegen ihrer höchst ungewöhnlichen Entwicklungsgeschichte zu den interessantesten Prosobranchiern, die an der südlichen Küste Nordamerikas vorkommen.

Abgesehen von den außerordentlich graziösen Eierkapseln, die sofort die Aufmerksamkeit fesseln, befindet man sich, sobald man ihren Inhalt näher betrachtet, vor einer ganzen Anzahl Probleme, von denen einige im Anfang jedenfalls etwas mysteriöser Natur sind. *Fasciolaria* weist nämlich einen im höchsten Grade entwickelten Kannibalismus auf, der, wie zu erwarten, mit andern Modifikationen verbunden ist. Es ist die Aufgabe dieses Beitrages über diese Verhältnisse Näheres zu berichten.

Mein Material wurde während dreier Sommer in Beaufort, North Carolina, gesammelt. Dort wurden mir durch die generöse Teilnahme der United States Fish Commission alle die nötigen Mittel zur Verfügung gestellt. Ich möchte daher meinem Danke für dieses liberale Entgegenkommen öffentlichen Ausdruck geben. Hauptsächlich bin ich dem Direktor des Beaufort Laboratoriums, Herrn Dr. Caswell Grave, tief verbunden.

Das nähere Studium des Materials wurde im Biologischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität, unter der Direktion meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. W. K. Brooks, ausgeführt. Ihm sowohl als seinen Assistenten, und meinen Freunden im Laboratorium, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Meinem Vater verdanke ich den chemischen Teil dieser Arbeit und teilweise die Bereitung des Manuskriptes.

Technik.

Von allen den Fixierungsmitteln, mit denen ich arbeitete, gab KLEINENBERGS Pikrin-Schwefelsäure die besten Resultate, für Schnittserien sowohl als für ganze Präparate. Färbung wurde mit Boraxkarmin, MAYERS Hämalaun, KLEINENBERGS Hämatoxylin und CONKLINS Modifikation von DELAFIELDS Hämatoxylin vollzogen. Diese Färbmittel gaben annähernd gleich gute Resultate, doch für eingehendere Beobachtungen war Boraxkarmin am besten. Dünnschnitte wurden mit den genannten Färbmitteln behandelt, aber auch mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Gegen mein Erwarten gaben Boraxkarmin und MAYERS Hämalaun einige meiner besten Präparate. Doppelfärbungen wurden mit Bleu de Lyon und Eosin gemacht.

Das Anfertigen von Dünnschnitten gab Schwierigkeiten, die zum Teil noch nicht überwunden sind. Wie bekannt, wird Dotter durch Dehydration außerordentlich spröde. Bei *Fasciolaria* wird ein einzelnes Ei durch gewöhnliche Behandlung dermaßen hart, daß es imstande ist, die Messerschneide, wo sie auch getroffen wird, sofort zu verderben. Meine besten Resultate wurden dadurch erzielt, daß ich die höheren Alkohole und Xylol ganz umging, wenn ich in Paraffin einbetten wollte. Dies wurde dadurch erzielt, daß ich sofort von 70, 75 oder 80% Alkohol zu Kreosot überging. In diesem Reagenz wurden die Larven klarer, aber, wie ich glaube, nicht gänzlich dehydriert. Vom Kreosot ging ich unmittelbar zu Paraffin über, in welchem, nach halbstündiger Immersion eingebettet wurde. Nach dieser Behandlung wurden die Larven fast nie spröde, und in manchen Fällen gelang es mir, Dünnschnittserien durch Massen von über 300 Eiern anzufertigen. Unter dem Mikroskop zeigte es sich, vor Auflösung des Paraffins, daß die Imprägnation eine unvollkommene war, jedoch genügend, um die Objekte an Stelle zu halten. Obgleich ich dieser Methode keine allgemeine Anwendbarkeit zuschreiben möchte, ergab sich doch, daß sie befriedigende Schnitte durch die Eier eines Fisches (*Batrachus tau*) lieferte. Änderungen der gewöhnlichen Färbungstechnik wurden durch den Gebrauch von Kreosot nicht nötig.

Eiablage.

Die Eiablage von *Fasciolaria* findet in Beaufort in den Monaten Mai und Juni statt. Mitte Mai werden Eier in allen Stadien der

Entwicklung gefunden, aber Ende Juni findet man nur die späteren Stadien und Mitte Juli sind die meisten Kapseln leer, obgleich man immer noch vereinzelte Kapselgruppen in sehr verschiedenen Stadien selbst im August noch finden kann. Die Eikapseln werden in Gruppen auf Austerschalen, entweder über der Flutlinie oder gerade unter der Ebbelinie abgelegt. In ihrem frischen Zustande sind sie auffallende, durchsichtige Objekte, die durch ihren Inhalt entweder rötlich oder weiß gefärbt sind. Anfangs weich, werden sie nach längerem Aufenthalt im Wasser sehr elastisch und verlieren nach und nach ihre Schönheit dadurch, daß braune oder grüne Algen und andre Gewächse sich an ihnen befestigen.

Die Größe dieser Gruppen ist verschieden, da die Anzahl der Kapseln sehr wechselt. Im großen und ganzen haben die Gruppen einen Längsdurchmesser von 2—7 cm, jedoch kommen auch vereinzelte Kapseln vor, die einen kurzen Durchmesser von 0,5 cm, einen langen von 1,5 und eine Höhe von 1,5—2 cm aufweisen.

Vollauf so gewöhnlich wie vereinzelte Kapseln, kommen Gruppen von 30—35 vor; jedoch die Mehrzahl weist ungefähr 20 Kapseln auf. Diese Zahl, die zum Teil davon abhängt, ob, oder wie oft, das Weibchen während der Eiablage gestört wurde, wird auch durch die Größe und das Alter des Weibchens beeinflußt. Die älteren und größeren Weibchen deponieren nicht nur die größten Gruppen, sondern auch die größten Kapseln.

Die Eier, die anfangs ganz unregelmäßig im eiweißartigen Inhalte der Kapseln suspendiert sind, sind weiß, rötlich oder bräunlich gefärbte Sphären von 0,17—0,25 mm Durchmesser, mit einem klaren, animalen Pole, in dem sich ein großes, excentrisch gelegenes Keimbläschen befindet. Die Zahl dieser Eier ist ganz erstaunlich groß. Durch wirkliches Zählen des Inhalts einer Kapsel gelangte ich zu der Zahl 2308. Die höchste Abschätzung, der ich mich aus der Literatur erinnere, ist von 600—800. Wer Erfahrung mit den Täuschungen, die eine Anzahl Eier in einem Uhrgläschen hervorrufen kann, gemacht hat, kann kein Vertrauen mehr zu Abschätzungen haben.

Von diesen Eiern ist aber nur eine ganz kleine Anzahl befruchtet. Beinahe alle bleiben länger im Stadium liegen, in dem sie abgelegt wurden, sogar das Keimbläschen bleibt während 4—5 Tagen ganz unverändert. Mittlerweile hat sich die kleine Anzahl befruchteter Eier zu Larven entwickelt, die jetzt durch heftige Cilienbewegungen sich selbst, sowohl als die in dem Kapselschleim verteilten unbefruchteten Eier zu einem dichten Haufen in der Mitte zusammentreiben. Dort werden die Eier dann von den Embryonen in ganz unglaublicher Quantität verzehrt. Eine mittelmäßig große Larve, die ich öffnete, und deren Inhalt ich zählte, enthielt über 300 Eier; viele enthalten zweifellos mehr.

Wegen der Undurchsichtigkeit aller Eier und der Seltenheit der befruchteten, ist es mir nicht möglich gewesen, die letzteren direkt zu zählen. Ich konnte mir aber eine Idee durch die Anzahl der Larven, die durchschnittlich in den Kapseln vorkommen, machen. Die Anzahl der befruchteten Eier kann nicht kleiner sein als die Anzahl der Larven der Kapseln. Es sind vielmehr Gründe, wie das Vorkommen von Zwerglarven, die leicht übersehen werden, und die vielen Unfälle, die in den früheren Stadien häufig vorkommen, auf die ich später noch zurückkommen werde, zur Annahme vorhanden, daß die erstere Zahl größer ist, als die zweite. Ich konnte daher nur einen annähernden Schluß ziehen, der auf 145 Kapseln basiert ist, in denen durchschnittlich 6,2 Larven vorkamen. Die Extreme waren 15 und 2, zwischen denen die andern Zahlen vorkamen.

Die Entwicklungsstadien, die in einer Kapsel vorkommen, sind so verschieden, wie die Anzahl der Larven; z. B. findet man Zweizellstadien und ältere Larven durcheinander. Manche Kapseln zeigen schon direkt nach der Ablage zweizellige Stadien, während andre diese nur nach mehreren Stunden aufweisen. Es ist daher nicht leicht zu bestimmen, wie schnell sich ein Ei entwickelt, besonders weil die Eier, wenn sie aus den Kapseln entfernt werden, sich nicht normal weiter teilen. Ich machte meine Beobachtungen daher meistens, indem ich die Zeit der Ablage genau feststellte, nach kürzerer oder längerer Zeit die Kapseln öffnete, und mit dem Mikroskop die Stadien heraussuchte. Man kann im embryonalen Leben der jungen *Fasciolaria* folgende Stadien unterscheiden: 1) Die Pre-Kannibalperiode, 2) die Kannibalperiode, 3) die Veligerperiode, 4) die Periode der jungen Ausgewachsenen. Folgende Tabelle gibt das Resultat aller meiner Beobachtungen über die Dauer der Entwicklungsperiode.

Pre-Kannibalperiode	Kannibalperiode	Veligerperiode	Periode der jungen Ausgewachsenen
Bis zum 3. oder 4. Tage nach der Ablage.	Vom 4. bis zum 7. Tage nach der Ablage.	Vom 7. bis zum 20. Tage nach der Ablage.	Vom 20. bis zum 40. Tage nach der Ablage.

Pre-Kannibalperiode.

Die Schwierigkeiten, die sich dem Studium der früheren Stadien des *Fasciolaria*-Embryos entgegensetzten, sind der Art, daß es mir, sowenig wie andern, gelang, eine genügende Zahl Präparate anzufertigen, um genauer in den Furchungsprozeß eingehen zu können. Ich will aber anführen, daß, soweit wie ich beurteilen kann, nichts in den ersteren Stadien vorkommt, was nicht schon an viel günstigerem Material beschrieben worden ist.

Am Schlusse des Furchungsprozesses, nachdem der Blastoporus sich geschlossen hat, entsteht eine Larve, die in Fig. 1 wiedergegeben ist. Central gelegen ist eine Masse Dotter, die, wie spätere Stadien genau zeigen, den Rest der vier Makromeren repräsentiert. Um diese Dottermasse herum ist eine außerordentlich dünne Membran, die nur an dem vorderen Ende, wo sie etwas von dem Dotter absteht, genauer sichtbar ist.

Dort kann man Näheres von ihrer Struktur sehen. Zellwände sind zu dieser Zeit nicht sichtbar, obgleich sie in früheren Stadien klar erscheinen. Die Kerne des Ectoderm sind sehr granulär, und jeder ist von einer Anzahl Vacuolen, die nach außen zu immer kleiner werden und zuletzt verschwinden, umgeben. Außerhalb der kleinsten Vacuolen sind hier und da Körnchen, die die Zellen wenig bestimmt begrenzen.

Die weitere Entwicklung dieser Larve ist hauptsächlich durch die Vergrößerung des Hinterteiles der Ectodermal-Eihülle charakterisiert. Das Resultat ist die außergewöhnliche Form, die in Fig. 2 wiedergegeben ist. In diesem Stadium ist die Larve nur weniger komplex als im früheren.

Nach vorn projektiert sich vom Dotter eine dünne mit Vacuolen versehene Ectodermkappe. Am hinteren Ende hat sich die größte Veränderung vollzogen. Hier ist die dünne Ectodermalhülle, die mit der vorderen Kappe (*Kpf.bl*) in Verbindung steht, dermaßen gewachsen, daß sie sich jetzt nicht, wie früher, so glatt an den Dotter anlegt, daß sie überhaupt nur sehr schwer zu sehen ist, sondern sie erscheint viel zu groß für den Dotter (*hin.Bl*). Die Zellen dieser hinteren Kappe enthalten, im Gegensatz zu denen der vorderen, nicht so viele Vacuolen; auch ihre Zellwände sind sichtbar.

Auf Schnitten erweist es sich, daß wir es hier mit einem dünnen Säckchen zu tun haben, welches wahrscheinlich mit einer klaren, durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt ist. Die Wände dieses Säckchens sind dünn, wie die der vorderen Blase (Fig. 4 *hin.Bl.—Kpf.bl*), scheinen aber weniger steif zu sein. Hierauf ist wahrscheinlich die höchst unregelmäßige Form, die nie in zwei Individuen desselben Alters gleich ist, zurückzuführen. Solche Formen finden ihresgleichen, so viel ich weiß, nur in den Beschreibungen von Koren und Danielssen (57). Ich selbst war längere Zeit der Ansicht, sie seien Abnormitäten, jedoch wurde ich durch ihr regelmäßiges Vorkommen in allen Kapseln des richtigen Alters, gezwungen, sie als ein typisches, normales Stadium anzusehen.

Die gefaltete irreguläre Oberfläche der Larve hat, selbst in einem früheren Stadium, als das in Fig. 2, eine konstant vorkommende Unregelmäßigkeit vor dem Mittelpunkte des langen Durchmessers. Diese Unregelmäßigkeit ist eine zylindrische Geschwulst, die senkrecht zur langen Achse steht (Fig. 2 *Cyl*). Von der Seite gesehen, erscheint dieser Zylinder wie ein hohler Zellring, aber durch vorsichtiges Einstellen des Mikroskops kann man die dünne Membran finden, die das obere und untere Ende schließt.

Ein Querschnitt durch eine Larve in diesem Alter ist in Fig. 3 wiedergegeben. In der Mitte zeigt sich der Dotter, anscheinbar in einer Masse, die durch ein dünnes Häutchen (*Ht*) — wahrscheinlich direkt vom Ei abstammend — umgeben ist. Dotterkügelchen von verschiedenen Größen liegen unregelmäßig verteilt im eingeschlossenen Raume, der peripherisch direkt unter dem Häutchen einen gekörnten Ring aufweist (*gr.Rg*).

Außerhalb des Häutchens ist eine entodermale Membran, die in diesem Falle aus drei äußerst gestreckten spindelförmigen Zellen besteht (*End*).

Gerade außerhalb des Entoderm ist das Mesoderm (*Mes*). Zu dieser Zeit fehlen dem Mesoderm definitive Zellwände, die Kerne aber sind deutlich charakterisiert in einem Substratum, welches sich nur wenig färbt. Rechts und links der Mittellinie sieht man Kerne, die in dem einen Falle in der Teilung begriffen sind, im andern sich schon geteilt haben. Dieser Teilungsprozeß scheint amitotisch zu sein, ich habe aber nicht genau feststellen können, was aus den Kernen wird.

Das Ectoderm, welches das einzige der Keimblätter ist, das jetzt schon den Dotter ganz umgibt, hat drei charakteristische Regionen. Unten sind die Zellen gleich dem Entoderm lang und spindelförmig; seitlich, im oberen Teile, den rechten und linken Enden des Zylinders entsprechend, sind zwei Gruppen von runden Zellen mit großen Kernen (*Ex.K*), welche die Anlagen für die bei *Fasciolaria* höchst wichtigen Organe der Larven — die Excretionskörper sind.

Die oberen Zellen dieser Außennieren haben Fortsätze, die mit gewöhnlichen spindelförmigen Zellen verbunden sind, welche die Oberfläche des Zylinders vervollkommnen.

Der Zylinder und ein Teil seiner Zellen spielen in der weiteren Entwicklung eine äußerst wichtige Rolle.

Fig. 5 zeigt einen Horizontalschnitt durch einen etwas älteren Zylinder. Der Hohlraum, der von den Wänden eingeschlossen ist, ist die Höhle des Zylinders. Die Vorderwand hat viereckige oder ovale Zellen. Seitlich sind die zwei Gruppen (*Ex.K*), die ein etwas fortgeschrittenes Stadium darstellen, in dem schon einige der sich später noch viel verstärkenden Vorgänge zeigen. Die Hinterwand des Zylinders besteht aus bewimpertem Ectoderm, dem Zellenwände fehlen. Anstatt dessen findet man hier ein Syncytium (*Syn*), in dem Kerne und Vacuolen unregelmäßig vorkommen.

Die Abwesenheit der Zellwände — das Vorkommen der Vacuolen, sind Zeichen der Degeneration. Daß diese Vorstellung die richtige ist, glaube ich deshalb, weil an diesem Orte der Mund durchbricht. Zu dieser Zeit also sind die definitiven Achsen der jungen *Fasciolaria* schon bestimmt.

Die Periode des Kannibalismus.

Nachdem die Mundöffnung entstanden ist, fängt sofort die Periode des Kannibalismus an. Die unbefruchteten Eier, die bis zu dieser Zeit unregelmäßig in dem eiweißartigen Inhalte der Kapseln verbreitet waren, werden jetzt durch eine aktive Wimperbewegung, die zu seiten der Mundöffnung der Embryonen stattfindet, zu einer kompakten Masse in der Mitte der Kapseln zusammengetrieben.

Einige Stunden nach dieser Konzentration der Eier kann man in dieser Masse kleinere, dichtere Gruppen wahrnehmen, und nach 2—4 Tagen sind alle Eier in von 2 bis 15 solcher Pakete enthalten. Diese Pakete, welche einen Durchmesser von 1,48 mm haben, sind die Kannibalen, welche sich ganz unglaublich gemästet haben.

Eine Serie solcher Masttiere habe ich in Fig. 6, 7, 8, 9, 10, 12 wiederzugeben versucht. In Fig. 6 ist eine Larve, auf ihrer linken Seite liegend, kurze Zeit nach Durchbruch des Mundes, abgebildet. Larven zu dieser Zeit sind bedeutend größer, als die schon beschriebenen, wahrscheinlich durch Aufnahme von Eiweißsubstanz, in welcher sie suspendiert sind. Rechts und links vom Munde sind die Excretkörper (*Ex.K*). Die vier Dotterkugeln, die nahe dem mittleren Teile des Rückens erscheinen, sind die Überbleibsel der vier Makromeren, die in den früheren Stadien so sehr zusammengedrückt waren, daß man sie nicht als separate Zellen erkennen konnte. Später lösen sie sich auf und werden als Nahrungsmaterial aufgebraucht.

In Fig. 7 zeigt sich in einer Larve desselben Alters, wie die in Fig. 6 wiedergegebene, der Anfang des Kannibalismus. Diese Larve hat zwei Eier verschluckt. Die vier Makromeren (*Mak*) sind von ihrer primären Stellung etwas verschoben, da nur zwei von ihnen unter dem rechten Excretkörper sichtbar sind. Diese Larve ist augenscheinlich von der erstbeschriebenen sehr verschieden, doch sind ihre Unterschiede weder auf Struktur noch Alter zurückzuführen, sondern erklären sich dadurch, daß, wie in den früheren, so auch in den jetzigen Stadien von *Fasciolaria*, überhaupt keine zwei Larven sich gleich sind.

Eine Larve, die vier Eier verschluckt hat, und die ein fünftes bewältigt, ist in Fig. 8 wiedergegeben. Mit Fig. 7 verglichen ist diese Larve von rechts gesehen. Sie unterscheidet sich von den bisher beschriebenen hauptsächlich durch das Verhalten ihres Kopfbläschens und der Excretkörper. Diese Eigentümlichkeiten sind auf das Alter der Larve zurückzuführen — denn obgleich sie schon mehr Eier verschluckt hat als die andern, ist sie dennoch in Wirklichkeit jünger. Das öftere Vorkommen von Fällen dieser Art führte anfangs zu Verwirrung. Ich lernte jedoch bald, daß die Anzahl Eier, die eine Larve verschluckt hat, überhaupt keine Vorstellung über ihr Alter geben kann, denn manche, die ich später besprechen werde, verschlucken gar keine. Darum ist in dieser Serie die Ordnung nicht auf Alter, sondern auf die Anzahl der verschluckten Eier basiert.

Fig. 9 zeigt die ventrale Seite einer Larve, die 14 Eier verschluckt hat. Dieser Embryo fängt schon an, die Regelmäßigkeit, die den späteren Stadien charakteristisch ist, zu zeigen. Ich glaube, daß diese auf mechanischen Kräften beruht — denn mit der Zunahme der verschluckten Eier wird die Larve von innen heraus geglättet und wird schließlich, wie zu erwarten, sphärisch (Fig. 10).

Dieses Bild (Fig. 10) ist für das Stadium der vollgestopften Kannibalen charakteristisch. Von der dünnen, durchsichtigen Körperwand ist beinahe nichts zu sehen, nur vorn kann man das etwas unregelmäßig gefaltete Kopfbläschen (*Kpf.bl*) wahrnehmen.

Ein Dünnschnitt durch eine solche Larve (Fig. 11) zeigt zwei

Membranen — Ectoderm und Entoderm (*Ect*, *End*). Sie bestehen zu dieser Zeit aus spindelförmigen Zellen, deren langausgedehnte Fortsätze miteinander in Verbindung stehen. In Schnitten durch andre Ebenen geführt, zeigt sich auch das Mesoderm, welches den ganzen Embryo noch nicht umwachsen hat. Da der Schnitt vor und durch einen Embryo geführt ist, der etwas älter war, als der in Fig. 10, so zeigen sich auch einige Veränderungen, die in den ingestierten Eiern vorgehen. Manche dieser Eier haben schon ihre Membranen verloren, und die Dotterkörnchen liegen lose im Darm. In andern, bei denen die Häutchen noch ganz sind, fangen die Keimbläschen, die eine Woche oder länger nach Ablage der Eier anscheinend unverändert bleiben, an sich in Stückchen zu teilen, deren jedes eine Miniatur des primären Keimbläschens ist, d. h. ein jedes hat einen großen Chromatinnucleolus, der von klarem Nucleoplasma umgeben ist. Diese Teilungen sind zweifellos mit der Senescenz der Eier verbunden.

Die Ventralseite eines älteren aus Schnittpräparaten wieder zusammengesetzten Kannibalen ist in Fig. 12 wiedergegeben. Kopfbläschen, Außennieren, Mund und Fuß sind einem Individuum entnommen, der übrige Körper einem andern. Das Kopfbläschen ist größer als wie gewöhnlich, doch ist es in andrer Hinsicht ganz normal. Das Bild zeigt genau die an einem einzelnen Exemplar überhaupt nicht wahrzunehmenden Verhältnisse der äußern Organe. Direkt unter dem Kopfbläschen befindet sich die Mundöffnung, der rechts und links die Excretkörper anliegen. Unter der Oralöffnung ist eine runde Ectodermalscheibe, die rechts und links zwei viertelmondförmige Verdickungen aufweist. Diese Scheibe ist die Anlage des Fußes (*Fs*), die scheinbar, wie schon von andern Autoren angegeben, auch bei *Fasciolaria* eine doppelte ist. Zwischen den Excretkörpern, dem Kopfbläschen, dem Munde und der Fußanlage ist das Velarfeld, aus dem sich später das Velum entwickeln wird.

Welches sind die regulativen Faktoren im Kannibalismus der Larven? Hat die Larve Eigenwillen oder ist sie Automat? Wie schon angeführt, findet man Eier in allen möglichen Stadien der Teilung in derselben Kapsel. Ebenso findet man in älteren Kapseln Larven von sehr verschiedenen Altersgraden. Von diesen werden die ältesten, d. h. die, die am frühesten bereit sind, die unbefruchteten Eier zu vertilgen, die meisten bekommen, während den sich minder schnell entwickelnden nur die Überbleibsel zufallen. Sehr spät zum richtigen Stadium gelangte bekommen oft gar keine, entwickeln sich jedoch eine Zeitlang in scheinbar normaler Weise als Zwerge weiter. Die meisten dieser Zwerge gehen zugrunde, jedoch werden sie öfters als verkümmerte Tiere aus den Kapseln entlassen.

Von den sich mit gleicher Geschwindigkeit entwickelnden Larven haben die mit den größten Oralöffnungen und der stärksten Wimperbewegung im Adoralfelde den Vorzug. Es folgt daraus, daß im großen und ganzen diejenigen, die am frühesten zur Mahlzeit kommen und am schnellsten und am leichtesten schlucken können, die meisten Eier in sich aufnehmen.

Zahlreiche Experimente wurden gemacht, um das Resultat einer künstlichen Vermehrung der verschluckten Eier festzustellen. Eines dieser Experimente hatte ein erstaunliches Ende.

Es ist mir nicht möglich gewesen, die Larven außerhalb der Kapseln auf längere Zeit normal weiter zu ziehen. Das Problem, die Nahrung einer gewissen Larve künstlich zu vergrößern, hatte daher seine Schwierigkeit, speziell, da es mir auch nicht gelang, eine einmal geöffnete Kapsel wieder auf befriedigende Weise zu schließen. Endlich kam mir der Gedanke, einige Larven in den Kapseln zu zerquetschen, und die von ihnen verschluckten Eier den unverletzten Larven zu offerieren. Dieses gelang mir denn auch, und mit Leichtigkeit, da eine kleine Verletzung einer Larve die Eier herausrollen ließ, wie Korn aus dem Loche eines Sackes. Auf diese Art und Weise wurden in manchen Kapseln Tausende von Eiern freigemacht. In meinen Experimenten wurden nach und nach alle bis auf zwei oder drei Larven verletzt, und ihr unverdauter Inhalt den Unverletzten überlassen. Diese, obgleich schon bis zum Platzen voll, machten sich in jedem Falle an die unerwartete zweite Mahlzeit und hatten in 3—4 Tagen das Doppelte ihrer normalen Quantität Eier verschluckt. Eines dieser Experimente wurde so weit geführt, daß schließlich nur noch ein einziger Embryo in der Kapsel übrig blieb. Diese Larve fuhr ruhig fort, die Eier, von denen jedes wenigstens schon einmal, und die meisten zwei- und dreimal verschluckt worden waren, zu vertilgen, aber die Elastizität der Körperwand hatte ihre Grenzen, und das Tier platzte schließlich durch Überfütterung. Überfütterung, wie sie hier stattfand, kommt auch in der Natur vor. Man kann sich leicht denken, daß die natürlichen Zerrungen und Störungen, denen die Kapseln im Wasser ausgesetzt sind, viele von den äußerst zarten Larven verletzen, und daß die auf diese Weise freigelegten Eier den andern zugute kommen. Daß dies auch wirklich der Fall ist, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß in den Kapseln, in welchen nur zwei oder drei Larven vorhanden sind, die Embryonen ausnahmslos größer sind, als im Durchschnitt.

Aus diesen Beobachtungen darf ich wohl folgern, daß eine Larve keine Kontrolle über den Kannibalismus hat, sondern daß die Anzahl der verschluckten Eier von der Anzahl der konkurrierenden Geschwister, und der Elastizität des eignen Körpers abhängt.

Die Entstehung des Kannibalismus.

Die Ingestion der Eier und Embryonen bei *Fasciolaria* ist den Fällen bei andern Gastropoden ähnlich, in welchen die Larven sich entweder gegenseitig verzehren, oder sich auflösen zugunsten der andern. Es schien mir gerechtfertigt, alle solche Fälle der Ernährung zusammen als Kannibalismus zu fassen. Ich halte die Entstehung dieses eigentümlichen Verfahrens nicht für so einfach, wie es aus manchen Auseinandersetzungen folgen sollte.

McMurrich (86) referierte darüber, daß die »ova« in den Kapseln von *Crepidula fornicata*, *C. plana* und *C. convexa* sich teilweise auflösen und von den gesunden Embryonen verschlungen werden. Dasselbe zeigte sich noch ausgesprochener bei *Purpura floridana*.

Koren und Danielssen (56) fanden in den Kapseln von *Buccinum undatum* einen ähnlichen Unterschied in der Anzahl der älteren Embryonen und der Eier. *Buccinum* unterscheidet sich von *Fasciolaria* dadurch, daß viele von den Eiern, die sich nicht zu Embryonen entwickeln, sich trotzdem furchen. Carpenter (57) korrigierte die Ansichten von Koren und Danielssen über die Entstehung der Embryonen durch Konglomeration, indem er die Entwicklung von *Purpura lapillus* beschrieb, in welcher von 500—600 Eiern sich 12—30 zu Embryonen entwickeln, während der Rest sich unregelmäßig in 14—20 Teile teilt.

Selenka (72), der Carpenters Resultate bestätigte, glaubte nicht, daß die Teilungen der »sterilen« Eier dem Furchungsprozesse der Befruchteten entspräche — nicht nur, weil der erstere Prozeß so unregelmäßig verläuft, sondern weil gar kein Kern vorhanden sein soll. In den Kapseln der *Neritina fluviatilis* sollen nach Blochmann (82) alle Eier mit Keimbläschen versehen sein, die sich in der gewöhnlichen Weise an der Bildung der Richtungskörper und des weiblichen Pronucleus beteiligen sollen. Nach diesen Vorgängen jedoch sollen die »sterilen« Eier sich so unregelmäßig betragen, daß Blochmann sich gezwungen fand mit Bütschli (77) in des letzteren Annahme — sie seien unbefruchtet, übereinzustimmen. Brooks (78) beobachtete, daß die 6—20 Eier in den Kapseln der *Urosalpinx cinerea* normalerweise sich alle entwickeln, daß aber zuweilen etliche derselben degenerieren und von den gesunden Larven als Nahrung gebraucht werden. Dieser Fall von ausnahmsweisem Kannibalismus gab McMurrich (loc. cit., p. 408) »A clue to the manner in which the phenomena seen in *Fasciolaria*, *Purpura lapillus* etc., have been brought about. An occasional egg in a capsule has from some cause or other broken down, and has been drawn into the digestive cavity of the developing embryos. This process having proved useful, is continued, and an arrangement such as I have described above for *Purpura floridana* obtained. From this it is but a step to what occurs in *Buccinum*, *Purpura lapillus* and *Neritina*. In *Fasciolaria* the process is, as far as we know at present, at its culmination.«

Abgesehen von den Schwierigkeiten, die sich in dieser einfachen Auffassung entgegensetzen, ist ein andrer Faktor, wie McMurrich selbst angibt, stets beim ausgesprochenen Kannibalismus vorhanden. »This is (loc. cit., p. 409) the non-fertilization of the majority of the ova, whereby it is impossible for them to develop to any great extent, and whereby they naturally break down when they have endeavoured to segment. We see this in *Neritina*, *Buccinum* and *Purpura lapillus*. In *Fasciolaria*, as stated above, the process reaches its climax, and in this case the sterile nutritive ova do not show the least trace of segmentation, nor do they ever show signs of maturation.«

Dieser zweite Faktor scheint mir von großer Wichtigkeit zu sein und wirft, da wir jetzt mehr über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Gastropoden wissen, ein neues Licht auf die Entstehung des Kannibalismus.

Erstens mögen die eingeführten Stoffe, ungefurchte Eier, Teile gefurchter Eier, oder Embryonen, oder eine Mischung von irgendzweier oder dreier dieser Bestandteile sein. Bei *Neritina* und *Fasciolaria* z. B. werden ungefurchte Eier aufgenommen; bei *Buccinum* meistens gefurchte Eier, zuweilen ungefurchte; und bei *Crepidula*, *Purpura* und *Urosalpinx* Derivate von früheren oder späteren Entwicklungsstadien. Obgleich *Fasciolaria* in dieser Hinsicht neben *Neritina* steht, gleicht sie auch *Crepidula*, *Purpura* und *Urosalpinx*, denn die abnormen Larven der Pre-Kannibalperiode, sowohl als manche der Zwerglarven und andre Abnormitäten späterer Perioden, werden von den normalen Larven aufgebraucht. Die Entstehung des Kannibalismus reduziert sich demnach auf zwei Fragen: Wie soll man erklären, daß so viele Embryonen zugrunde gehen? Warum sind so viele Eier unbefruchtet?

Ich glaube nicht, daß die Aufnahme dieser Substanzen Erklärung braucht, denn sie sind ja zweifellos als Nahrung nützlich. Daß manche der Embryonen sich auflösen, kommt, in *Fasciolaria* wenigstens, daher, daß sie von den Geschwistern, die das Glück haben, von schnellerfurchenden Eiern abzustammen, weit im Hintergrunde gelassen werden. Andre Gründe liegen auch auf der Hand — z. B. die Größe der Eier — die Widerstandsfähigkeit der Larven gegen die Schädigung durch Aussetzung bei Ebbe — oder die Störungen und Verletzungen, denen die Kapseln normalerweise preisgegeben sind. Ich kann mir nicht denken, daß das Zugrundegehen der Embryonen auf vergangener Zuchtwahl dieser Eigenschaft beruhe.

Daß so viele Eier, wie bei *Fasciolaria*, *Neritina* (BÜTSCHLI, BLOCHMANN) und *Purpura* (SELENKA) unbefruchtet bleiben, ist nicht so leicht zu verstehen, obgleich sich in *Purpura*, in der »Abwesenheit des Keimbläschens«, ein Grund finden lassen mag. Die unbefruchteten Eier der *Fasciolaria* reagieren nicht auf Chemikalien, obgleich Herr Professor CONKLIN durch ein paar Tropfen Ammoniak kleine Schwellungen an ihnen erzeugen konnte. Künstliche Befruchtung gelang mir unter den verschiedensten Umständen nicht, und in keinem meiner Experimente schienen die Eier die Spermien auch nur im geringsten Grade anzuziehen. Da bei den Gastropoden die Befruchtung normalerweise vor der Bildung der Richtungskörper stattfindet, bin ich zu der Ansicht gelangt, daß die Eier unvollkommen sind.

Wie ist diese Unvollkommenheit zu erklären? Ich lehne mich hierbei an die höchst interessanten Resultate von MEVES (02). Bekanntlich hat MEVES über die Spermatogenese der oligopyrenen oder wurmähnlichen Spermien, und den eupyrenen oder haarähnlichen Spermien von *Paludina* Näheres berichtet. Unterschiede in der Entwicklung dieser zwei Arten zeigen sich erst im Stadium der primären Spermatocyten, dadurch, daß zwei Hauptgrößen vorkommen — die größeren liefern schließlich die oligopyrenen Spermien, die kleineren die eupyrenen Formen. Wenn die primären Spermatocyten reifen, findet in der größeren Art keine Reduktion statt — die normale Zahl der Chromosomen 14 erscheint in dem sich teilenden Kerne. Diese Chromosomen werden so in der folgenden Teilung verteilt, daß eine der Tochterzellen (sekundäre Spermatocyten) 10 bekommt, die andre nur 4. Wenn sich dann die sekundären Spermatocyten teilen, so teilt sich nur ein Chromosom für jede Art. Alle andern (3 in einer Klasse — 9 in der andern) lösen sich im Zellensaft auf. Auf diese Art und Weise entstehen Spermatiden, von denen ein jedes nur ein Chromosom enthält. Die eupyrenen Spermatiden und natürlich auch die von ihnen abstammenden Spermien enthalten sieben Chromosome.

Fasciolaria hat, wie *Paludina* und manche andre Prosobranchier, zwei Sorten von Spermien und ihrer Struktur nach zu schließen kann wenig Zweifel darüber sein, daß sie den oligopyrenen und eupyrenen Spermien, die Meves bei *Paludina* so schön beschrieben hat, entsprechen. Was der Grund für diesen Dimorphismus ist, ist mir gar nicht klar. Aber meiner Ansicht nach ist es nicht unmöglich, daß eine Form, wie *Fasciolaria*, welche ihn in ihren Spermien so ausgesprochen aufweist, ihn auch in ihren Eiern haben kann.

Daß *Fasciolaria* zwei Sorten Eier besitzt, die in ihren Reaktionen mit Spermien, und in ihrem Schicksal sehr verschieden sind, ist zweifellos. Sind diese Verschiedenheiten auf ovogenetische Vorgänge analog den spermatogenetischen von *Paludina* zurückführbar, so wären die sterilen Eier von *Fasciolaria* — die »kernlosen Eier von *Neritina*«, und die unregelmäßigen Furchungen der Eier von *Purpura* erklärt. Sollten weitere Untersuchungen diese Hypothese bestätigen, dann wäre die Entstehung des Kannibalismus nicht in der Zuchtwahl seiner kleinen Anfänge, sondern in Vorgängen, die mit ihnen korrelativ verbunden sind, zu suchen.

Die Entwicklung der Excretkörper und des Velums.

Die Excretkörper, auch »äußere Excretzellen« genannt (Conklin), oder »Subvelarmassen« (Osborne) und »Urnieren« in der deutschen Literatur, beginnen bei *Fasciolaria* sehr früh, und sind auffallend nicht nur wegen ihrer Größe und Lage, sondern weil sie eine sehr wichtige Rolle im Stoffwechsel der Larve spielen.

Die frühesten Stadien wurden schon beschrieben (Fig. 3, 5 *Ex.K*).

Das nächste Stadium, das ich in meinem Material fand, zeigte die Excretkörper als zwei hohle Schwellungen, zwischen denen sich der Mund befindet (Fig. 6, 7, 8 *Ex.K*). Teile dieser Schwellungen stammen von den großen Zellen, welche die Seiten des Zylinders bildeten (Fig. 5 *Ex.K*), her, andre von danebenliegendem Ectoderm. Die Zellen haben jetzt nicht mehr die deutlichen Zellwände, sondern erscheinen wie ein Syncytium, in dem Vacuolen und Nuclei unregelmäßig verteilt sind.

Eingehendere Beobachtung zeigt, daß ein mehr oder weniger definitives Verhältnis zwischen den Nuclei und den Vacuolen existiert, da die größten dieser letzteren meistens neben den Kernen liegen.

Ein vergrößertes Bild eines Teiles des rechten Excretkörpers der Larve in Fig. 8 ist in Fig. 13 wiedergegeben. Das Chromatin der Nuclei ist in kleine Körnchen verteilt, die zu einem Netzwerk um den Nucleolus herum verbunden sind. Rechts unten zeigt sich ein Nucleus in einer der Vacuolen eingebettet. Dieser Zustand ist der Übergang zu den folgenden Veränderungen.

Fig. 9 und 12, 14 und 15 zeigen, daß die Excretkörper viel bestimmter rechts und links vom Munde abgegrenzt sind. Auch zeigen sich jetzt Zellwände; eine größere Anzahl kleiner, dagegen gar keine großen Vacuolen. Das Verschwinden der großen Vacuolen scheint dadurch hervorgebracht zu sein, daß die Nuclei, die schließlich eine centrale Stellung in den Zellen einnehmen, durch die Vacuolen hindurchpassieren und sie auf diese Art und Weise in kleinere zerteilen (Fig. 14).

Über das Verschwinden und Wiederauftauchen der Zellwände bin ich mir nicht klar. Ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß sie wahrscheinlich in dem früheren Stadium durch den großen Intracellulardruck, den die großen Vacuolen erzeugten, so dünn gestreckt wurden, daß sie unsichtbar wurden; daß aber beim Zerstückeln der großen Vacuolen, und dem Auslaufen der kleineren, der Cellulardruck so verringert wurde, daß sie sich schließlich wieder zeigten. Diesen Prozeß des Auslaufens der kleineren Vacuolen habe ich nicht gesehen, jedoch scheint es mir möglich, durch die große Zunahme der kleinen Körnchen, die sich zu dieser Zeit im Zellsaft zeigen, daß solches stattfindet. Diese kleinen Körnchen, wie ich später noch zeigen werde, scheinen von den Oberflächen der Vacuolen herzustammen.

Nachdem die großen Vacuolen zerteilt sind, und die Nuclei ihre centrale Stellung in den Zellen genommen haben, haben die Excretkörper eine Form, wie in Fig. 9 und 12 gezeigt ist. In vielen Fällen sind sie durch die Ingestion der Eier nicht wahrnehmbar (Fig. 10). In Fig. 9, die von einer gefärbten Larve verfertigt wurde, zeigt es sich, daß jeder Excretkörper unten um seine Basis herum einen Ring von Nuclei hat. Zellwände sind nicht zu sehen. Die Zellen des Ringes, die am weitesten von den Basen der Excretkörper entfernt sind, nehmen an der Bildung des Velums teil, während die, welche der Basis am nächsten stehen, an der Weiterentwicklung der Excretkörper beteiligt sind. Die Beschreibung dieses Vorganges wird am besten in zwei Absätzen gegeben — die Veränderungen in dem Organ als ein Ganzes — und die Veränderungen, die sich in den einzelnen Zellen abspielen.

Die Veränderungen im Organ als Ganzes.

Ein horizontaler Schnitt durch die Excretzellen einer Larve im Alter derjenigen in Fig. 12 ist in Fig. 16 abgebildet. Der Schnitt zeigt die dünne Membran des Kopfbläschens (*Kpf.bl*), welche die zwei Außennieren vorn verbindet. Nach hinten ist der Schnitt offen. Die Außennieren sind zu dieser Zeit aus einer einzigen Lage ovaler Zellen gebildet, deren Inhalt in bestimmte Regionen geteilt ist (Fig. 17). Nach außen zu befinden sich die Kerne, welche in einer leicht färbbaren Mischung von Körnchen und Vacuolen eingebettet sind. Unter diesen färbbaren Substanzen ist klares und sehr fein granuliertes Cytoplasma. Kleinere Zellen, die sich diesen größeren seitlich anschließen, zeigen etwas verschiedene Struktur (Fig. 18).

Die weitere Entwicklung der Außennieren besteht darin, daß sie sich abrunden, wodurch sie in hohle Näpfchen verwandelt werden. Solch ein Näpfchen von der dem Embryo zugewandten Seite ist in Fig. 19 abgebildet. Die Zellen, durch die es mit der Wand des Embryos verbunden ist, unterscheiden sich durch ihre Größe und Form von den andern (*Verb.Rg*). Ein Vergleich mit Fig. 9 und 12, in denen die Außennieren an Ort und Stelle liegen, wird ihre Form klar machen.

Durch das Fortfahren des Abrundungsprozesses werden die Verbindungszellen mehr und mehr unter die Außennieren gezogen, und schließlich kommen die der entgegengesetzten Seiten nahe nebeneinander zu liegen. Diesen neuen Zustand zeigt Fig. 21, in welcher ein Querschnitt durch den Ring letzteren als zwei Kolben erscheinen läßt (*Verb.Rg*); auch verlieren diese Zellen ihre deutlichen Zellwände, wodurch die Kerne in eine rosettenartige Lage kommen, in der sie durch klare Räume voneinander geschieden sind.

Mit dem Vorschreiten des Abrundungsprozesses werden diese Kolben von Verbindungszellen schließlich zum Verschmelzen gebracht, und bilden auf diese Art und Weise einen Pfropfen (Fig. 22 *Pfrpf*). In diesem Pfropfen, wie in den Kolben, sind Zellwände schwer zu erkennen. Die Kerne sind entweder in einer soliden granulierten

Grundsubstanz irregulär eingebettet, oder am äußeren Ende des Pfropfens zu einer Reihe angeordnet, in der sie mit klaren Räumen abwechseln.

Unter stärkeren Vergrößerungen ist dieser Wechsel zwischen Kernen und klaren Räumen nicht so auffallend (Fig. 23), da die letzteren nicht nur von unregelmäßiger Form sind, sondern viel häufiger, als sie unter schwächeren Vergrößerungen zu sein scheinen. Bei diesen stärkeren Vergrößerungen zeigt es sich, daß das Chromatin in den Kernen unregelmäßig um die in einem klaren Raum vorkommenden Nucleolen zerstreut ist. Viele kleine klare Vacuolen kommen in den Kernen vor. Noch stärkere Vergrößerung zeigt, daß die klaren Zonen um die Nucleolen durch kleine von ihnen ausgehende Fortsätze durchsetzt sind (Fig. 24).

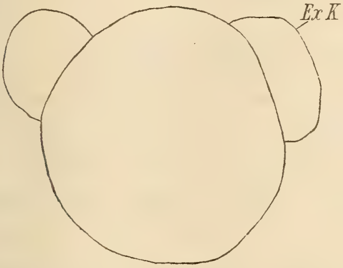
Ich konnte die Geschichte dieser Zellen nicht weiter in meinem Material verfolgen, doch glaube ich aus mehreren Gründen, daß sich schließlich die meisten in gewöhnliche Excretzellen verwandeln, die zwischen die außen gelegenen Zellen Fortsätze senden, und schließlich den ganzen Hohlraum der Außennieren ausfüllen. Ich glaube dies, weil in späteren Stadien überhaupt kein Hohlraum in den Außennieren existiert, und weil die inneren Zellen mit der Außenwelt durch feine Fortsätze verbunden sind, an deren Enden die Kerne sich befinden (Fig. 26 *Ftstz*).

Von dem Momente ihres Entstehens bis zum Abfalle der Außennieren ist ein Teil dieses Kolbens direkt mit dem Ectoderm des Embryos verbunden (Fig. 21, 22).

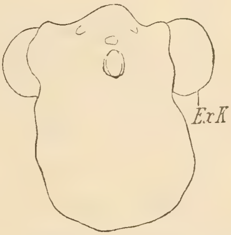
Bobretzky (77²) hat einen analogen Fall beschrieben, und Conklin (97) sagt von der Entwicklung der Außennieren bei *Crepidula*: »In early stages these cells form a part of the ectodermic layer, but as the embryo grows older, they grow more prominent, and the whole mass is constricted at the base, so that it becomes pear-shaped, the narrower end being attached to the embryo and the larger end being distal. The surrounding ectoderm cells crowd in at the neck of this constriction, and work their way entirely beneath these excretory cells.«

McMurrich (86¹) fand überhaupt keine Membran unter den Außennieren von *Fascicolaria*, und Conklin hat darauf hingedeutet, daß dies daher käme, daß McMurrich sich mit den früheren Stadien beschäftigte, während Bobretzky die späteren Stadien seiner Form untersuchte. McMurrich jedoch arbeitete an früheren Stadien von *Fulgur*, und den späteren von *Fasciolaria*. Daher scheint es mir wahrscheinlicher, daß er die Membran nicht fand, weil sie in älteren Embryonen ganz außerordentlich dünn wird.

Gleichzeitig mit den schon beschriebenen Veränderungen finden andre statt, als deren Resultat die Nieren eine ganz andre Lage bekommen. Der Embryo nimmt zu dieser Zeit sehr stark an Größe zu — nicht nur durch Schlucken einer großen Anzahl Eier, sondern durch wirkliches Wachstum. Diese Vorgänge bewirken, daß die Larven speziell an der Basis des Kopfbläschens sehr breit werden, so daß die Außennieren von vorn nach den Seiten verschoben werden (Textfig. 1). Später werden durch große Tätigkeit in der Anlage des Velum, und durch weiteres Wachstum des ganzen vorderen Endes, die Außennieren nach oben geschoben (Textfig. 2).

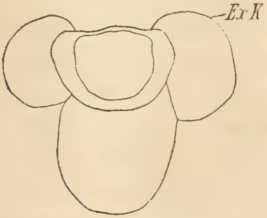


Textfig. 1.

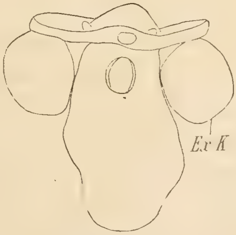


Textfig. 2.

Zu dieser Zeit wird auch in dieser Region das Velum auffallend, und mit seinem Wachstum seitwärts werden die Außennieren auch nach den Seiten zu mitgeschleppt (Textfig. 3). So kommt es denn schließlich zustande, daß sie an den unteren Seiten des Velum hängen, wonach sie von Osborn (86[2]) Subvelarmassen genannt worden sind (Textfig. 4).



Textfig. 3.



Textfig. 4.

In dieser Lage bleiben dann die Organe bis zu Ende des Larvenlebens. Ist dieses vorbei, so degenerieren sie — die Kerne der Zellen lösen sich auf, und in den meisten Fällen werden sie abgestoßen.

ehe das Velum resorbiert wird. Es kommt aber eine große Anzahl von Ausnahmen vor, da in manchen Fällen ein viel intimeres Verhältnis zwischen Velum und Außennieren besteht. Fig. 27 ist ein typischer Fall. In dieser Niere wurde, nachdem ihre primitive Höhle durch den Kolben ausgefüllt wurde, das Velum selbst noch hineingezogen und dermaßen zusammengequetscht, daß sein eignes Lumen vernichtet wurde. In diesen Fällen wird das Velum oft mit den Außennieren als ein Stück abgeschnürt.

Diese intime Verbindung zwischen Velum und Niere erinnert an die »Ansae«, die SARASIN (82[2]) bei *Bithynia tentaculata* beschrieb. In dieser Form ist das Verhältnis beider noch ein viel intimeres. In Wirklichkeit ist das Velum selbst bei *Bithynia* zu einer Art Excretapparat modifiziert worden.

Veränderungen in den einzelnen Zellen.

Während die Außennieren sich, wie schon beschrieben, entwickeln, erleiden die einzelnen Zellen wichtige Veränderungen. Die Zellen sind von Vacuolen erfüllt, mit dazwischen zerstreuten Granula, welche einen mehr oder weniger deutlichen Ring entlang der Zellwände bilden (Fig. 15 *gr.Rg*).

Nachdem die Kerne ihre centrale Stellung in den Zellen angenommen haben, sind sie charakterisiert durch ihr fein granuliertes Chromatin und durch ein oder zwei Nucleolen, welche sich verschieden färben lassen und von einer klaren Zone umgeben sind. Große intercellulare Räume kommen auch vor, wahrscheinlich als eine Folge der schon erwähnten Schrumpfung der Zellen. Später jedoch rücken die Zellen näher aneinander an und die intercellularen Räume verschwinden (Fig. 20). In diesem Zustande treten die Zellwände viel mehr, wie in irgend einem früheren Stadium, hervor. Es kommt dies daher, daß die Zellwände nicht verschmelzen, sondern nur durch die Annäherung der anliegenden Zellen in der Dicke verdoppelt sind. Außerdem liefert jede Zelle einen Ring von Granula, welcher die innere Fläche ihrer Wände, wo diese in Berührung mit denen der Nachbarzellen sind, bekleidet. Ein Gang von Zelle *A* zu Zelle *B* würde daher ein Passieren durch den Granularing von *A*, die Zellwand von *A*, einen kleinen intercellularen Raum zwischen Zelle *A* und Zelle *B*, die Zellwand von *B* und den Granularing von *B* einschließen.

Nachdem die Zellen polygone Form angenommen haben, findet Amitosis statt, mit der Bildung polynucleierter Zellen mit drei bis fünf Nuclei (Fig. 20). Dieser Vorgang der Amitosis ist detailliert in Fig. 28—39 dargestellt.

Zwei Eigentümlichkeiten in diesen Amitosen sind auffallend, die Formen der Kerne und das Verhalten der Nucleolen. In bezug auf die ersteren ist es klar, daß die Unregelmäßigkeit im Umriß teilweise eine Folge der Vacuolen ist, welche auf die Kernwandungen drücken (Fig. 33, 34, 37). In Fällen, in welchen die Kerne einen Prozeß der Zusammenziehung durchmachen (Fig. 31, 32, 33, 34, 37), ist es durchaus nicht sicher, wie viel von der Teilung auf innere Tätigkeiten des Kernes, und wie viel auf Druck von außen zurückzuführen ist. In bezug auf die Nucleolen ist es ganz augenscheinlich, daß sie in keiner ursprünglichen Beziehung zu den Kernteilungen stehen, da in manchen Kernen, welche keine Anzeichen einer Teilung aufweisen, zwei (Fig. 28, 29) vorhanden sind; in andern, welche noch in Teilung begriffen sind, drei vorkommen, in manchen Fällen von sehr verschiedener Größe (Fig. 31, 32, 34, 37), während einige Kerne keine Nucleolen zeigen (Fig. 36, 39). Die Nucleolen beweisen klar, daß die Generalisierung bekannt als »Remaks Schema« nicht zu diesen Kernteilungen paßt.

Ich bin nicht imstande gewesen, einen einzigen Fall zu finden, in welchem der Nucleolus in Teilung begriffen war, und der Schluß, daß eine solche Teilung entweder niemals stattfindet, oder wenigstens nicht in klarer Beziehung zu den Teilungen des Kernes steht, ist weiterhin gestützt durch solche Fälle, in welchen drei Nucleolen sehr verschiedener Größe und weit getrennt in solchen Kernen gefunden werden, welche ihre erste Amitose noch nicht vollendet haben. Ebendasselbe ist durch solche Fälle, in welchen sich Kerne auf einmal in mehr als zwei Fragmente teilen, illustriert (Fig. 20). Besonders aus diesen Fällen bin ich geneigt zu schließen, daß Nucleolen neu entstehen können.

Die amitotischen Teilungen fahren fort, bis die ursprünglichen Kerne in vier bis fünf Teile geteilt sind, welche in manchen Fällen in den Zellen weit verbreitet werden. In den Fällen, in welchen die Kerne sich sofort in drei oder mehr Fragmente teilen, bleiben die Stücke einige Zeit nahe beieinander (Fig. 20). Gewöhnlich aber trennen sich die Kerne und nehmen an Größe zu, so daß sie, zusammenaddiert, größer sein würden wie der Mutterkern, aus welchem sie entstanden sind.

Es ist interessant in dieser Beziehung, daß McMurrich (86[1]) nur einen Nucleus in den Ausscheidungszellen beschrieben hat, während

Osborn (86[2]), in demselben Bande, in welchem McMurrichs Artikel erschien, angibt, daß keine Kerne in den »sub-velar« Zellen der *Fasciolaria* existieren. Indessen sagt Osborn in einer kürzlich veröffentlichten Mitteilung (04): »In den äußeren Enden der Zellen findet man starke Anzeichen von Amitosis.«

Hiernach bin ich nicht sicher, ob er den Prozeß wirklich gesehen, oder nur gute Gründe, ihn zu vermuten, hat.

Die Kerne, welche aus amitotischen Teilungen hervorgegangen sind, sind verhältnismäßig groß und sehr günstige Objekte für das Studium. Mit den höchsten Vergrößerungen, welche ich benutzte (Obj. 12, Oc. 8, 12, 18), war ich imstande, in Schnitten zu sehen, daß die jeden Nucleolus umgebende Zone nicht einfach ein runder Raum, sondern daß wirklich ihre Außenlinie sehr unregelmäßig ist, indem sie sich nach außen in fein verjüngten Fortsätzen in den Körper des Kernes verlängert (Fig. 40, 41, 42). Diese Zonenfäden sind durch feine Granula begrenzt, welche in dem Kernsaft suspendiert sind. Sie sind viel kleiner wie das Chromatin des nuclearen Reticulum, geben aber dieselben Reaktionen mit Farbstoffen. Daraus vermute ich, daß sie wirklich Chromatin in einem Zustande feiner Verteilung sind.

An jeder Seite seiner Basis hat ein Fortsatz einen größeren Chromatinklumpen, welcher ein Teil des Chromatinnetzwerkes ist. In vielen Fällen enden gewisse Fäden distal in Anschwellungen (Fig. 40 *Vac*), welche manchmal auf der dem Nucleolus benachbarten Seite zusammengeschnürt sind. Diese Konstriktion mag durch den Druck der großen Chromatinklumpen verursacht sein. Manche Kerne enthalten Vacuolen (Fig. 40 *Vac'*) (siehe auch viele vorhergehende Zeichnungen), während andre Vacuolen zeigen, welche nach außen in die Zelle ausbrechen (Fig. 41, 42 *Vac''*). In einem Falle (Fig. 42 *Vac''*) wurde gesehen, daß eine solche Vacuole direkt von der Extranucleolarzone in den Zellkörper entschlüpfte. In allen andern Fällen, in welchen entschlüpfende Vacuolen beobachtet wurden, schienen sie von andern Orten in den Kernen zu kommen. Das Arrangement der Chromatinklümpchen an der Basis der Fortsätze erklärt, warum die Zonen in ganzen Präparaten unter schwacher Vergrößerung in runder Form erscheinen, denn die Fortsätze zwischen den Chromatinmassen sind dünn und farblos, daher unsichtbar unter Bedingungen, welche das Chromatin allein zeigen. Aber die Stellung der Granula kann auch über die unregelmäßige Form der Extranucleolarzone selbst Aufschluß geben. Denn wenn wir uns eine flüssige Kugel als nach außen in allen Richtungen vom Nucleolus vorstrebend vorstellen, würden Hindernisse irgendwelcher Art, nachdem sie so viel als möglich nachgegeben hätten, sie aufhalten, ausgenommen in den Richtungen des geringsten Widerstandes, welche sich natürlich zwischen den Granula befinden würden. Daß die Vacuolen Flüssigkeit enthalten, ist nach später folgenden Betrachtungen wahrscheinlich; daß die großen Chromatingranula mehr Widerstand bieten, wie der gewöhnliche, fein granulierte Kernsaft, ist, glaube ich, eine gerechtfertigte Annahme, nicht nur als Folge ihrer relativen Größe und Dichte, sondern auch, weil das gröbere Chromatin zu einem bestimmten Netzwerk verbunden ist, welches sicher als mehr widerstandsfähig angesehen werden kann, als der Kernsaft, in welchem es suspendiert ist.

Eine einzelne Vacuole ist in Fig. 43 stark vergrößert gezeigt. Ihre Oberfläche scheint ein mit kleinen Granula bedecktes Häutchen zu sein; die Granula halte ich für identisch mit den kleinen Granula des Kernsaftes, in welchem die Vacuole früher suspendiert war. Wenn eine solche Vacuole platzen sollte, und der flüssige Inhalt austreten, würde eine große Anzahl von Granula zurückbleiben. Dieses Platzen von Vacuolen würde sowohl die Entstehung des Granularinges erklären, von dem schon öfter die Rede war, als auch die Verminderung des intracellulären Drucks, durch welchen in einem früheren Stadium die Zellwände plötzlich sichtbar werden. Das Innere einer mit Reagentien behandelten Vacuole ist von einem zarten, fast unsichtbaren Netzwerk, dem Coagulum, durchsetzt (Fig. 43), dies und die Tatsache, daß sich das Innere einer Vacuole nicht färben läßt, sind meine Hauptgründe für die Annahme, daß sie Flüssigkeit enthalten.

Ehe ich zu den Veränderungen, welche die Zellen außer durch Amitosis erleiden, oder zu meiner Auffassung der vorgelegten Tatsachen übergehe, will ich in Kürze die Natur des Nucleolus betrachten. Montgomery (99) hat in seiner Abhandlung darauf aufmerksam gemacht, daß Gebilde von sehr verschiedenen Eigenschaften verschiedentlich und nachlässigerweise Nucleoli genannt worden seien. Später (02) hat Hoffmann kurz die verschiedenen Klassen von Körpern, welche Nucleoli genannt worden waren, verzeichnet. Diese Klassen sind: 1) Ansammlungen von Chromatin in größerer Masse, wie in den gewöhnlichen Chromatingranula, 2) kleine, klare vacuolenähnliche Gebilde, die sich schwach färben lassen (Paranucleoli nach Montgomery), 3) runde Körper in Keimbläschen, welche außer Plastin alles Chromatin des Kernes enthalten, 4) Körper, welche sich verschieden von dem Chromatin färben, die sogenannten wahren Nucleolen oder Plasmosomen.

Der Nucleolus, welchen wir betrachtet haben, ist keine Anhäufung von Chromatin, da er eine davon verschiedene Färbungsreaktion hat.

Dies schließt die erste und dritte Möglichkeit aus.

Die zweite Möglichkeit fällt auch weg, weil der Nucleolus weder eine Vacuole noch ein Paranucleolus ist, was durch seine Dichte und seine Affinität für Färbemittel bewiesen ist. Nur die vierte Möglichkeit bleibt übrig, nämlich die, daß er zur Klasse der Plasmosomen oder wahren Nucleolen gehört. Hierher gehören die Nucleolen in den Außennieren der *Fasciolaria*, wie die, welche Hoffmann (02) in den großen Makromeren der *Nassa mutabilis* beschrieben hat. In dieser Art scheinen die Nucleolen eine sehr wichtige Rolle in der Ernährung des Embryo zu spielen. In *Fasciolaria* nehmen die Nucleolen, wie später klarer werden wird, auch Teil an dem Metabolismus des Embryo, obgleich die geleistete Arbeit nicht so klar angezeigt ist, wie in Hoffmanns Zeichnungen der *Nassa*.

Die andern Veränderungen, welche in den Zellen der Außennieren stattfinden, teilen sich in drei Klassen: Veränderungen der Größe, der Form und des Inhalts. Gewöhnlich wachsen die Zellen stark in die Länge, ohne eine entsprechende Vergrößerung der Breite. Dies führt zu langen Zellen, welche infolge der Zusammendrängung, unter der sie sich entwickeln, prismatisch werden (Fig. 44). Solche Zellen, welche vom Pfropfen abstammen, und welche das Innere der ursprünglichen Käppchen ausgefüllt haben, nehmen auch stark an Größe zu und senden Fortsätze bis nach außen zwischen die andern Zellen. Dies ist besonders wahrnehmbar in Querschnitten (Fig. 26 *Ftsz*). Diese sekundären Ausscheidezellen zeigen auch, wie die primären, außer den Veränderungen in Größe und Form, Veränderungen ihres Inhalts. Während im Anfang die sekundären Zellen nicht besonders körnig, und die primären nur sehr feinkörnig waren, sind in den unteren klaren Räumen (Fig. 16, 17, 18) diese beiden Arten von Zellen in ihrem voll entwickelten Zustande überall grobkörnig. Die groben Granula sind in einer Art Reticulum geordnet, welches ein sehr unruhiges Muster hat. An den Enden der Zellen ist das Muster durch die Gegenwart von Vacuolen und Nuclei unterbrochen (Fig. 26, 27, 45). Eine typische Zelle aus der Mitte der voll entwickelten Außenniere genommen, ist außer durch ihre prismatische, verlängerte Form, durch eine Art Haube charakterisiert, in welcher sich Kerne und Vacuolen befinden. Die Kerne sind schon beschrieben worden und es ist ferner nichts zur Beschreibung der Haube hinzuzufügen, da diese weiter nichts ist als die obere Fläche der Zellen. Ein Gegenstand, der schon mehrere Male erwähnt wurde, zeigt sich besonders gut sowohl in Zupfpräparaten als in Schnitten — der Granularing. In ganzen Zellen wird dieser Ring an dem unteren Rande der Haube gesehen, wo er sich etwas über der prismatischen granulären Region unter ihm erstreckt. Dieser Ring ist im Schnitte in Fig. 45 *gr.Rg* gezeigt.

Wie schon erwähnt, degenerieren die Außennieren gegen Ende des Larvenlebens. Dieser Prozeß führt zum Verschwinden der Kerne und einer Verminderung in der Größe der Zellen, wodurch diese ihre eckige Form verlieren. Die Kerne verlassen ihre centrale Lage und bewegen sich gegen die Zellwände, wo sie verflachen, sehr dünn werden, und schließlich sich in Granula auflösen, ähnlich denen des Granularinges.

Die Verminderung der Größe der Außennieren ist nicht in erster Hand eine Folge vom Abstoßen von Zellen, obgleich dies stattfindet, sondern eher auf tatsächliche Reduktion der Größe der Zellen selbst zurückzuführen. Es scheint, als ob deren Inhalt nach dem Verschwinden der Kerne löslicher wird als wie zuvor. Schließlich werden entweder die Außennieren allein abgeworfen, oder es mag in den Fällen, in welchen sich nähere, als die gewöhnlichen, Beziehungen zum Velum entwickelt haben, auch dieses mit ihnen abgestoßen werden.

Sekundäre Außennieren.

Eine der überraschendsten Tatsachen, denen ich in meinem Studium des Embryo der *Fasciolaria* begegnet bin, ist die Anwesenheit in einer großen Anzahl von Larven mit sekundären Außennieren. Nicht nur, daß deren Vorkommen sehr unerwartet ist, man findet sie auch an ungewöhnlichen Plätzen. In manchen Fällen werden sie an der Unterseite des Velums, gerade hinter den großen Nieren gefunden. Hier erreichen sie etwa ein Drittel der Größe der primären Organe. In andern Fällen werden einzelne Zellen des postoralen Velums modifiziert (Fig. 46, 47 *ExK'*), und in noch andern (Fig. 48 *ExK'*) fand ich gewisse Zellen des Kopfbläschens bedeutend vergrößert und den Excretionszellen ähnlich. Bisweilen wurde Amitosis in diesen Hilfsnieren beobachtet. Das Vorkommen dieser Zellen in verschiedenen

Plätzen, besonders im Bereich des postoralen Velums zeigt, daß nicht viel Grund zu der Ansicht, welche manche Autoren aussprechen, vorliegt, daß eine Zelle, weil sie eine Zelle des Velum ist, nicht auch eine Excretionszelle sein könnte.

Die Bedeutung der Amitosis.

Wilson (02 2) hat eine kurze Übersicht der Literatur über amitotische Kernteilungen gegeben, und hat auch den allgemeinen Stand unsres Wissens in bezug auf den Zweck dieses ungewöhnlichen Prozesses besprochen. Das allgemeine Resultat früherer Studien ist, daß Amitosis, ausgenommen in Fällen, wo sie auf pathologische Zustände zurückführbar ist, mit einem hohen Grade von Spezialisierung verbunden ist, und daß Zellen, auf diese Weise spezialisiert, auf dem Wege zur Degeneration sind. Diese Ansicht wurde von Flemming ausgesprochen und fand Stütze durch die Untersuchungen von Ziegler und vom Rath. Ziegler zeigte, daß amitotisch sich teilende Kerne durch ihre Größe und die Tatsache charakterisiert sind, daß sie oft sich im Zustande sehr aktiver Secretion oder Assimilation befinden. vom Rath kam zu dem Schluß, daß, »wenn einmal eine Zelle amitotische Teilung durchgemacht hat, sie ihr Todesurteil empfangen hat; sie mag nun wirklich für einige Zeit fortfahren, sich durch Amitosis zu teilen, geht aber unabweislich schließlich zu Grunde« (Wilson).

Spätere Forschungen von Meves, Preusse und Pfeffer haben gezeigt, daß dieser Schluß zu extrem ist. Ganz kürzlich hat Osborn (04) Tatsachen ans Licht gebracht, welche später besprochen werden sollen, die anscheinend nicht in Übereinstimmung mit der Lehre sind, daß Amitosis ein Zeichen von seniler Degeneration der Zellen sei. Conklin (03) auf der andern Seite ist zu dem Schluß gekommen, daß amitotische Teilungen in den niederen Follikelzellen des Heimchens (*Gryllus pennsylvanius*, *Gryllus abbreviatus* und *Gryllus domesticus*) Erscheinungen der Senilescenz sind.

Der Fall von *Fasciolaria* zeigt klar, daß die amitotischen Teilungen Begleiter eines hohen Grades von vegetativer Tätigkeit sind. Nicht allein zeigt sich dies durch den fein verteilten Zustand des Chromatins, sondern auch durch die Entstehung von Vacuolen in den Kernen und deren Übertritt in die Zellen. Wie vorher erwähnt bleibt es zweifelhaft, ob die Nuclei ganz aus eignem Antriebe sich teilen, oder ob die Teilungen zum Teil Folge des Druckes der Vacuolen sind. Ob der eine oder der andre Grund oder beide vorliegen, macht keinen Unterschied im Endresultat, denn die Oberfläche, auf welcher Metabolismus stattfinden kann, ist sehr durch die Teilungen vergrößert, ohne Rücksicht auf die Gegenwart oder Abwesenheit teleologischer Faktoren. Ich glaube daher, daß in unserm Falle Amitosis mit einem Grade von secretorischer Tätigkeit verknüpft ist (vielleicht reciprok).

In bezug auf die Lehre der Zellen-Senilescenz möchte ich mir ein Urteil vorbehalten. Wie Osborn (04) gezeigt hat, kann Amitosis in Embryonalzellen nicht gut mit Altersschwäche verknüpft sein. vom Raths Spruch, daß eine Zelle, welche amitotische Teilung erlitten hat, zum Tode verurteilt sei, ist nicht nur in einem Spezialfall durch Pfeffers Experimente an *Spirogyra* als unrichtig erwiesen worden, sondern er ist als Verallgemeinerung kein sehr wichtiger Beitrag zur Wissenschaft, da jede Zelle früher oder später zugrunde gehen muß. Wenn wir dem Worte »verurteilt« einen besonderen Sinn unterlegen sollen, so muß es der sein, daß die Zellen, auf welche er sich bezieht, ihren Lebenspfad sicherer vorgeschrieben haben, als wie es gewöhnlich der Fall ist. Mein Studium der Amitose in den Außennieren der *Fasciolaria* hat mich überzeugt, daß der Prozeß in diesem Fall nicht mit Altersschwäche der Zellen verbunden ist, da sie sehr früh in dem Leben der betreffenden Zellen auftritt.

Wirklich folgt die längste Periode der Tätigkeit, durch welche diese Zellen passieren, der Amitose, und geht nicht vorher. Wenn diese Art der Kernteilung ein Zeichen von Altersschwäche wäre, würde man erwarten, daß es die letzte Handlung der Kerne sein würde, wie dies bei den Teilungen der Keimbläschen in den verschluckten Eiern der Fall ist.

Funktion der Außennieren.

Die Autoren, welche die Funktion der Außennieren beschrieben haben, fallen in zwei Gruppen: in die, welche annimmt, daß diese Organe Renalorgane sind, und in die, welche leugnet, daß sie ausscheidende Arbeit verrichten. Einer der ersten, der sich zugunsten einer excretorischen Tätigkeit aussprach, war Selenka (72^1), welcher *Calyptrea sinensis* bearbeitete. Bobretzky (77^2) kam zu einem ähnlichen Schluß durch sein Studium der Embryologie von *Nassa*, *Natica* und *Fusus*. Rabl (79) indessen leugnet, daß die entsprechenden Zellen von *Planorbis* als Excretionsorgane wirken, und scheint seine Meinung auf die Tatsache zu basieren, daß sie ein Teil des Velum sind. Sarasin (82^2) fand eine besonders nahe Beziehung zwischen

Velum und diesen Renalzellen (zusammen die Ansae) in *Bithynia*, war aber aus diesem Grunde nicht geneigt, ihre excretorische Tätigkeit zu bezweifeln. McMurrich und Osborn (86) kamen zu ähnlichen Schlüssen, der erstere in bezug auf *Fulgur* und *Fasciolaria*, der letztere nur in bezug auf *Fasciolaria*. Erlangers (92) Studium von *Bithynia* brachte ihn in Übereinstimmung mit Rabl. Erlanger schlug vor, diese Zellen, anstatt von ihrer Ausscheidungsfunktion zu reden, für den Leberzellen ähnlich zu halten, daß sie Lagerhäuser für Reservenahrungsstoffe seien, welche später in der Entwicklung verbraucht werden. Angesichts der großen Ähnlichkeit, welche zwischen den großen Entodermzellen der hinteren Wandung des Schlundes bei *Fasciolaria* (später zu beschreiben), und den Außennieren besteht, ist Erlangers Meinung zum mindesten nicht unnatürlich. Conklin (97) kommt zu dem Schluß, daß die entsprechenden Zellen der *Crepidula* Excretionsorgane seien, und er scheint mir der erste gewesen zu sein, welcher andre Gründe für seine Meinung, als die Anwesenheit von Konkrementen und Vacuolen, hatte; denn er gibt an, daß die äußeren Excretionszellen, statt sich mit Hämatoxylin-Königspurpur zu färben, eine dunkle Karminfarbe annehmen, wenn sie mit diesem Reagenz behandelt werden. Da diese Karminfarbe auftritt, wenn Hämatoxylin mit einer schwachen Säure behandelt wird, kommt Conklin zu dem Schluß, daß die Excretionszellen ein saures Secret enthalten.

Von der Entwicklung und der Struktur der äußeren Excretionskörper der *Fasciolaria* ist die Ansicht, daß diese Zellen am Metabolismus kräftig beteiligt sind, gewiß gerechtfertigt, aber daß sie als Renalorgane funktionieren, folgt nicht notwendigerweise aus morphologischen Gründen.

Ich bin imstande gewesen, sicheren Beweis zu erbringen, daß sie Secretionsorgane sind. Das Material, auf welches ich meine Schlüsse basiere, wurde durch eine chemische Analyse erbracht, welche mein Vater so freundlich war für mich zu machen. Da diese Analyse nicht nur in ihrer Beziehung zu dem Gegenstand unsrer Diskussion interessant ist, sondern auch als ein Beispiel davon, was mit kleinen Mengen von Material zu erreichen ist, gebe ich sie etwas ausführlicher wieder.

Im Sommer 1903 entnahm ich mehrere hundert Außennieren von *Fasciolaria*-Larven, extrahierte sie in Chloroformwasser und sandte die Lösung nach Baltimore.

1) Ein Kubikzentimeter dieser Lösung wurde mit alkalischer

Permanganatlösung destilliert, und der totale Stickstoff als 3504 g per Liter gefunden.

2) Da die Embryonen in einer eiweißhaltigen Substanz schwimmen, und da etwas von dieser unvermeidlich mit den Außennieren in das Chloroformwasser gelangt war, war es nötig eine Korrektur für diese Fehlerquelle einzufügen. Dies geschah durch Coagulation des echten Eiweißes in 1 ccm Flüssigkeit durch Behandeln mit Essigsäure und Erhitzen. Nach Fällung des echten Eiweißes wurde das Filtrat wie vorher mit alkalischem Permanganat destilliert. Es waren nur noch 2262 g Stickstoff per Liter vorhanden.

Folglich war das echte Eiweiß als Stickstoff ausgedrückt die Differenz von 1242 g per Liter.

3) Der nächste Schritt war die Bestimmung des Stickstoffs, welcher gewöhnlich als »freies Ammoniak« angesprochen wird, d. h. welcher als Ammoniaksalz oder als Amine vorhanden ist, welche durch Alkali zerlegt werden. Zu diesem Zweck wurde 1 ccm der Flüssigkeit mit Natriumcarbonat destilliert. Es wurde gefunden: Stickstoff als »freies Ammoniak« 0099 g per Liter.

4) Der Zweck der nächsten Operation war festzustellen, ob Albumosen oder Peptone vorhanden seien. Hierfür wurde 1 ccm der Originallösung mit Natriumchlorid gesättigt, und mit Phosphor-Wolframsäure gekocht. Die Lösung wurde abfiltriert und das Filtrat mit Äthylalkohol versetzt, bis das Natriumchlorid sich ausgeschieden hatte. Dann wurde wieder filtriert und das Filtrat, wie vorher, mit Kaliumpermanganat behandelt. Das Resultat war 2273 g Stickstoff per Liter. Es war so bewiesen, daß weder Albumosen noch Peptone vorhanden waren. Die 2273 g dieses Experimentes sind für unsre Zwecke identisch mit den 2262 g des zweiten Experimentes. Wenn man von dem Totalstickstoff, wie zuerst gefunden, den Stickstoff abzieht, der als »freies Ammoniak« vorhanden ist, so verbleiben 2163 g per Liter, welche noch nicht identifiziert sind.

5) Wenn dieser Rest von 2163 g Stickstoff per Liter aus Urea oder Homologen besteht, so sollte theoretisch 1 ccm der Flüssigkeit 17 ccm Stickstoff Gas entwickeln, wenn er mit Natrium hypobromid behandelt wird. Tatsächlich wurde etwas weniger wie 2 ccm Gas erhalten. Da dies den Stickstoff, welcher das »freie Ammoniak« entwickelt, mit einbegreift, 0099 g per Liter, so können wir ruhig annehmen, daß die Postulate der Theorie erfüllt wurden und bestimmt aussprechen, daß die Gegenwart von Harnstoff oder Homologen in dem wässerigen Auszug der Außennieren der *Fasciolaria* bewiesen ist.

Die Resultate der Analyse sind in folgender Tabelle zusammengestellt[1]:

Ein Liter des wässerigen Auszuges der Außennieren enthält:	N als Eiweiß	1243 g
	N » freies Ammoniak	0099 »
	N » Harnstoff oder Homologe	2163 »
	Totaler Stickstoff	3504 g

Der Beweis, daß Ausscheidung stattfindet, war lange in meinem Besitz, ehe ich eine Idee davon hatte, wie die Ausscheidung der Stoffe tatsächlich stattfand. Hoffmann (02) fand Stützen für die Annahme, daß die Nucleolen der großen Makromeren von *Nassa mutabilis* den Prozeß der Excretion so vornehmen, daß sie Nahrung von den großen, mit Dotter beladenen Zellen aufnehmen, und sie in den Verdauungskanal überführen, in welchen die ventralen Enden dieser Zellen vorspringen. Die so ausgeschiedenen Stoffe, glaubt Hoffmann, treten als Rohprodukte auf einer Seite der Nucleolen ein und verlassen dieselben auf der andern in verändertem Zustande. Diese Meinung war auf die Beobachtung basiert, daß die Nucleolen immer eine zusammenhängende Front auf der Seite zeigen, auf welcher Rohmaterial sie zu erreichen erwartet werden kann, während sie auf den Seiten, nach dem Verdauungskanal hin, immer die Form eines Viertel Mondes, mit unregelmäßig gezackten Schneiden haben, als ob Stoffe aus ihnen austreten. In einigen Fällen wurden solche Stoffe wirklich gesehen. Während die Nucleoli der Außennieren der *Fasciolaria* unzweifelhaft in den Metabolismus eingreifen, bin ich nicht imstande gewesen, solche direkte morphologische Beweise zu finden, wie sie Hoffmann in *Nassa* nachgewiesen hat. Die Nucleolen der *Fasciolaria* haben keine konstante Stellung in bezug auf die Zufuhr von Rohmaterial, denn erstens sind sie viel weiter von der ursprünglichen Quelle des Rohmaterials entfernt — dem Verdauungskanal —, und ferner sind keine zwei Nucleolen in gleicher Entfernung von dieser Quelle. In Ermangelung von Beweisen, welche sich mit den von Hoffmann gelieferten vergleichen lassen, bin ich nicht imstande, mir über die Einzelheiten der Transformationen, welche durch die Kerne und Nucleolen bewirkt werden, eine Vorstellung zu machen.

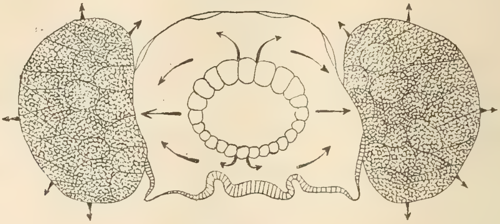
---

[1] Der normale Betrag von Stickstoff in Seewasser war in der Analyse vernachlässigt, da er sich in den angewandten kleinen Mengen nicht nachweisen ließ.

Alle Bestimmungen, außer der des freien Stickstoffgases wurden colorimetrisch mittels Nesslers Reagenz in Hehners Zylindern ausgeführt.

Osborn (04) berichtete in einer kurzen Abhandlung, daß die cuboidalen Entodermzellen der »Gastrula« von *Fasciolaria* Amitosis zeigen, und vermutet, daß diese Tätigkeit in Verbindung mit dem Verdauungsprozeß stattfindet. Die frühesten Stadien, welche ich besitze, und welche überhaupt Entoderm zeigen, sind keine Gastrulae in technischem Sinne, noch sind die Entodermzellen cuboidal. Sie sind, wie auf den vorhergehenden Seiten gezeigt wurde, spindelförmig und stark verlängert, was genau so ist, als man von einer Membran erwarten würde, welche so stark wie das Entoderm während der Periode des Kannibalismus gestreckt ist. Osborns »Gastrulae« sind wirklich »Kannibalen«, in welchen der definitive Mund längst durchgebrochen ist, und in welchen die Außennieren schon angelegt sind. Nach einer langen, vergeblichen Suche durch die frühesten Stadien, habe ich schließlich die von Osborn beschriebene Amitosis in dem Vorderende des Schlundes einer Larve gefunden, welche ein Velum hatte. In der vorderen Region des Schlundes sind die Zellen seiner hinteren Wand groß, vielkernig und stark granuliert (Fig. 49, 50, 51 *End.Ex*). An den distalen Enden sind Vacuolen. Die Kerne sind wahrscheinlich durch Amitosis entstanden. Einige dieser Zellen sind zerplatzt und ihr Inhalt fließt heraus. Sie ähneln stark den Zellen der Außennieren. Die Zellen der lateralen und ventralen Wände des Schlundes (Fig. 49) haben ein sehr verschiedenes Aussehen. Diese, anstatt lang und granuliert zu sein, sind von sehr unregelmäßiger Form, das Cytoplasma ist fast unsichtbar, und nahe an die Zellwände gedrängt, oder in unregelmäßigen Strängen. In dem Centrum haben manche der Zellen einen großen freien Raum, in welchem die Kerne liegen. Die Nucleolen dieser Kerne liegen öfters in freien Vacuolen, und in vielen Fällen sind weitere Vacuolen an andern Orten in den Kernen verteilt (Fig. 52). Von diesen sind viele im Prozeß amitotischer Teilung. Am Rande der lateralen und ventralen Wände des Schlundes scheinen manche Grenzzellen abgestorben zu sein, während andre deutlich im Absterben begriffen sind. Dadurch ist die Außenlinie höchst unregelmäßig gemacht, indem sie ausgefranst und mit Granula und Fragmenten von Zellen besetzt erscheint. Dieses Absterben der Zellen, deren allgemeines vacuolisiertes Aussehen, das Vorkommen von Amitose, und der fein verteilte Zustand des Chromatins in den Kernen zeigen alle an, daß die Zellen aktiv in den Metabolismus eingreifen, und die einfachste Vorstellung ist, daß sie, wie Osborn vermutet, am Verdauungsprozeß beteiligt sind.

Daß etwas aus diesen Zellen austritt, lehrt ihr Aussehen. Ich glaube daher, daß von ihnen im Laufe ihrer Tätigkeit als Verdauungszellen, Abfallprodukte ausgeschieden werden, welch letztere durch die Körperhöhle in die Höhle des Velum übertreten, durch die basale Membran in die Außennieren gelangen, und durch diese ausgestoßen werden. Die Textfig. 5 ist bestimmt, eine graphische Vorstellung dieses Prozesses zu geben.


Textfig. 5.

Homologien der Außennieren.

Während viele ältere Autoren, seit Ganin, die Außennieren der Prosobranchier erkannt, und ihnen Ausscheidungsfunktionen zugeschrieben haben, ist, glaube ich, ein tatsächlicher Beweis, daß wirklich Excretion stattfindet, nicht erbracht worden. Die bereits erwähnten Differenzen in bezug auf die Funktion dieser Organe sind auch von einer bedeutenden Diskussion über deren Homologien begleitet. So erklärt Salensky (72) die Außennieren der *Calyptrea sinensis* für homolog mit den »Urnieren« der Pulmonaten, und umgekehrt, homologisiert Fol (75) die Außennieren der Pulmonaten mit den Urnieren der Prosobranchier. Bobretzky (77[2]), indem er die Urnieren von *Nassa mutabilis*, *Natica* und *Fusus* beschrieb, schien die von Salensky aufgestellten Homologien angenommen zu haben. Bütschli (77[1]) aber, in seiner Arbeit über *Paludina vivipara* verwahrte sich sehr gegen diese Vergleiche. Er machte darauf aufmerksam, daß die Folschen Homologien sich auf ganz verschiedene Gebilde beziehen, und daß, während die Urnieren von *Paludina* vielleicht mit den Urnieren von *Lymnaeus* und *Planorbis* homolog sein könnten, sich von keiner Homologie mit den äußeren Excretionskörpern, »Urnierenzellen«, dieser Formen reden ließe.

Dies brachte die bedeutsame Tatsache ans Licht, daß es mehr als eine Art von »Urnieren« gibt, von denen die eine teils mesodermalen, teils ectodermalen Ursprungs ist (*Paludiua*, *Planorbis*) und sich durch eine Pore nach außen öffnet; die andre aus Ansammlungen modifizierter Ectodermzellen, welche an der postoralen Reihe des Velum (*Lymnaeus*, *Planorbis*) oder, wie die späteren Untersuchungen von McMurrich (85) und Conklin (97) gezeigt haben, hinter dem Velum liegen können, besteht. Die zweifache Verwirrung, eine Folge des Versuchs, die Außennieren der Prosobranchier mit den Urnieren der Pulmonaten, und der entgegengesetzte Vorschlag, die Außennieren der Pulmonaten mit den »Ur-« oder »Kopfnieren« der Prosobranchier für homolog zu erklären, war wahrscheinlich stark durch den losen Gebrauch des Wortes »Urniere« unterstützt. In Verbindung hiermit ist es interessant, festzustellen, daß Korschelt und Heider (93), als sie Bobretzkys Zeichnungen für ihr Lehrbuch kopierten, die Erklärungen zu diesen so veränderten, daß »Ur« durch »Ex« ersetzt wurde.

Rabl (79) kam zum Schlusse, daß die Außennieren der *Planorbis* ein Teil des Velum seien, und daß sie nichts mit »Kopfnieren« zu tun hätten. Sarasin (82) beschrieb eine sehr intime Beziehung zwischen Velum und Außennieren bei *Bithynia tentaculata*. Wirklich beschreibt er die beiden unter einem Namen, die »Ansae«. Indem er über ihre Homologien spricht, sagt er: »Nach den Erfahrungen von Bobretzky, Bütschli und mir liegt auf jeder Seite der Prosobranchierembryonen ein Häufchen großer Ectodermzellen, das bei *Paludina* und *Bithynia* mit Wimperöffnung nach außen mündet. Nach Bütschli und Fol finden sich dieselben bei *Planorbis*. Ist dies richtig, so haben die Süßwasserpulmonaten zwei Organpaare, die als Urnieren zu deuten sind, ein vorderes und ein hinteres Paar. Hat Rabl recht, daß die von Bütschli zuerst gefundenen großen Zellen bei *Planorbis* und *Limnaeus* zum Velum gehören, so sind wahrscheinlich die von Bütschli und mir bei *Paludina* und *Bithynia* gefundenen Organe den hinteren Urnieren der Süßwasserpulmonaten homolog.«

Dieser letztere Standpunkt war zur Zeit, als McMurrich (85) schrieb, zweifellos der richtige. McMurrich kam zum Schluß, daß die »primitiven Ausscheidungsorgane« von *Fasciolaria* und *Fulgur* Teile des Velum sind. Er fand, daß sie bei *Fulgur*, sobald der Rand des Velum zuerst bemerkbar wird, erscheinen, er fand aber nicht die entsprechenden frühesten Stadien der Organe bei *Fasciolaria*. McMurrich glaubte, daß *Paludina* und *Bithynia*, bei denen sowohl Außennieren als auch Urnieren gefunden werden, den Schlüssel zu den Beziehungen dieser Organe geben. So sagt er (l. c. S. 438): »Es scheint wahrscheinlich, daß die Excretionszellen (Außennieren) ursprünglich Teile des präoralen bewimperten Randes des Velum waren, und, als deren excretorische Funktionen aus irgend einem Grunde mehr und mehr wichtig wurden, wurden sie vom Velum abgetrennt, und traten in einen höheren Grad der Entwicklung ein, so daß sie schließlich die primitiven ‚Kopfnieren‘ (Urnieren) ersetzten.« Nach dieser Ansicht sind die Zustände bei *Paludina* und *Bithynia* primitiv; dasselbe könnte man auch über die bei den Pulmonaten sagen. Außerdem schließt diese Ansicht ein, daß solche Prosobranchier, wie *Fulgur*, *Fasciolaria* und *Crepidula*, früher »Kopfnieren« hatten, daß diese aber durch »Excretionszellen« (Außennieren) ersetzt wurden. Es existieren gute Gründe für die Annahme, daß *Paludina*, *Bithynia* und die Pulmonaten nicht primitiv sind, und es liegt kein Beweis vor, daß die marinen Prosobranchier einst »Kopfnieren« besaßen. Angesichts dieser Tatsachen muß McMurrichs Theorie des Ersatzes fallen.

Erlanger (92), obgleich er die excretorische Funktion der »Ansae« von *Bithynia* leugnet, gibt zu, daß aus morphologischen Gründen diese Zellen als Äquivalente der sonderbaren Zellen des Velum der Pulmonaten und der marinen Prosobranchier angesehen werden könnten.

Heymons (93) führte eine andre Quelle der Verwirrung ein, indem er die Homologie der Excretionszellen der Opisthobranchier mit den Außennieren der Prosobranchier nachzuweisen suchte. Diese Homologie erscheint weit hergeholt, da die Excretionszellen von *Umbrella* nahe dem Anus der Larven gelegen sind, obgleich sie ihren Ursprung viel weiter nach vorn haben. Dieser Unterschied in der Lage schien Heymons nicht von Wichtigkeit, da, wie er sagt, McMurrich schon nachgewiesen habe, daß die Excretionszellen in verschiedenen Abständen hinter dem Velum liegen können. Conklin (97) antwortet hierauf: »Dieser Unterschied in Lage aber scheint mir ein sehr bedeutender zu sein. In allen Prosobranchiern liegen diese Zellen direkt hinter dem Velum, während in *Umbrella* sie von dieser Struktur durch beinahe den ganzen Durchmesser des Embryo getrennt sind. Weiter würde die Tatsache, daß sie in das Innere der *Umbrella* sinken, bedeuten, daß sie von den Excretionszellen der Prosobranchier verschieden sind.«

Es ist ganz augenscheinlich, daß in der so weit berücksichtigten Literatur von wenigstens drei Arten von »Urnieren« gesprochen wurde, von denen zwei öfters an demselben Tier vorkommen. Um die Unterschiede klar hervorzuheben, scheint es mir gerechtfertigt, die teilweise mesodermalen, teilweise ectodermalen Strukturen der Prosobranchier und Pulmonaten, die aus der inneren Körperhöhlung durch eine Pore nach außen münden, als Urnieren zu bezeichnen; die modifizierten Ectodermzellen, die bei den Süßwasserpulmonaten und den Süßwasser- und marinen Prosobranchiern auch bei Gegenwart der Urnieren vorkommen mögen, aber als Außennieren zu bezeichnen, und schließlich solche Organe, wie sie HEYMONS bei *Umbrella* vorfand, einfach Excretionszellen zu nennen.

Wer die schönen schematischen Bilder der mesodermalen Urniere, die uns nach STAUFFACHER (98^2) die *Trochophora* von *Cyclas cornea* zeigt, gesehen hat, kann ähnliche Gebilde bei den Prosobranchiern und Pulmonaten nie mit den Außennieren verwechseln, oder auf eine Homologie zwischen den zwei Arten von »Urnieren« schließen. MEISENHEIMER hat aber (98^1), indem er an *Limax maximus* die Urniere vom frühesten bis zum letzten Stadium verfolgte, Gründe vorgeführt, die einen zwingen, diesem Organ einen rein ectodermalen Ursprung zuzuschreiben. Die Gründe, die STAUFFACHER bei *Cyclas* vorführt, sind überzeugend, daß bei diesem Lamellibranchier die Urniere hauptsächlich mesodermalen Ursprungs ist. Es scheint daher nötig, wenigstens vorläufig, noch eine vierte Art »Urniere« anzunehmen, und die vorgeschlagene Klasse der wirklichen Urnieren je nach dem Ursprung ihrer für den Excretionsprozeß selbst wichtigen Teile, in mesodermale und ectodermale Urnieren einzuteilen.

Es ist von Wichtigkeit, daß die Urnieren andrer Lamellibranchier, Pulmonaten und Prosobranchier untersucht werden, um festzustellen, ob die Unterschiede, auf die STAUFFACHERS und MEISENHEIMERS Arbeiten hindeuten, allgemein sind, oder ob trotz aller Vorsicht doch noch Täuschungen vorliegen. Jedenfalls kann im jetzigen Stadium unsres Wissens keine Homologie zwischen den Urnieren der Prosobranchier, Pulmonaten und Lamellibranchier festgestellt werden, höchstens wäre es unter den zweifellos mesodermalen und unter den zweifellos ectodermalen Organen dieser Tiere tunlich.

Jedenfalls ist zwischen den mesodermalen Urnieren und den ectodermalen Außennieren, wie sie bei *Fasciolaria*, *Fulgur*, *Crepidula* u. a. vorkommen, keine Homologie festzustellen. Wie verhalten sich aber die ectodermalen Urnieren zu den Außennieren? Ich glaube, daß man auch hier nicht von einer Homologie reden darf, denn was die eigentliche Struktur dieser Organe und deren Entwicklung angeht, so sind die Unterschiede zwischen ectodermaler Außenniere und ectodermaler Urniere ebensogroß als die zwischen Außenniere und mesodermaler Urniere. Daß im ersteren Fall die zwei Arten zufällig aus demselben Keimblatt entstehen, sollte kein Grund sein, sie als homolog anzusehen. Die Logik, die dies benötigt, muß schließlich die drei Keimblätter und alle organischen Gebilde, seien sie auch der verschiedensten Art, homologisieren!

Conklin (97) fand, daß die »äußeren Excretionszellen« (Außennieren) von *Crepidula* keine Verbindung mit dem Velum haben. Dies ist auch in historischem Sinne von *Fasciolaria* wahr, denn hier treten diese Organe lange vor dem Velum auf, so daß deren endliche Verbindung mit diesem keine primitive ist, wie McMurrich uns glauben machen wollte, sondern sekundär, und durch ihren Ursprung unmittelbar unter dem Entstehungsort des Velum veranlaßt. Die Außennieren von *Fasciolaria* sind daher grundsätzlich ebensowenig wie die von *Crepidula* Teile des Velum.

Ich möchte aber nicht den Eindruck erwecken, mich auf die Seite derer geschlagen zu haben, die behaupten, daß eine Zelle nicht gleichzeitig velar und excretorisch sein könne. Bei *Fasciolaria* sind einige der accessorischen Außennieren sicher Teile des Velum. Während es mir wichtig scheint, daß die weithergeholten Vergleiche zwischen »Ur-« oder »Kopfnieren«, Außennieren und Excretionszellen (*Umbrella*), und die Verwirrung, die diese Vergleiche zur Folge gehabt haben, in ihrem wahren Lichte verstanden werden, und durch wirkliche Beziehungen ersetzt, bin ich nicht der Ansicht, daß die Homologien zwischen Außennieren der Prosobranchier und Pulmonaten zu streng gehalten werden sollten. Unzweifelhaft existiert eine allgemeine Verwandtschaft zwischen den Außennieren dieser zwei Ordnungen von Gastropoden, aber das Vorkommen dieser Art Ausscheidungsorgan an verschiedenen Regionen des Ectoderm derselben Larve zeigt, daß fein ausgedachte Homologien nicht viel bedeuten mögen, denn die Wichtigkeit der Außennieren ist hauptsächlich physiologisch, und ihre Tätigkeit kann, wenn nötig, von andern Ectodermzellen ergänzt oder übernommen werden.

Baltimore, 15. Dezember 1904.

Nachtrag.

Kurz nach Absendung meines Manuskriptes erschien eine Arbeit, »Amitosis in the Embryo of *Fasciolaria*«, American Naturalist, Vol. XXXVIII, von H. L. Osborn, die ich hier noch besprechen will. Osborn, indem er über die Struktur der Kannibalen schreibt, sagt

(l. c. S. 871) »there is a throat and a small amount of ectoderm, not nearly enough to enclose the yolk spherules (Eier)«; und S. 877, »The gastrulas before they have swallowed the food ova are (according to information and drawings access to which I owe to the kindness of Prof. McMurrich) very queer-looking objects on account of the very ample folds of the ectoderm to allow for the distension which is to follow. One would expect that the entoderm would be equally so, in order to receive the ova into an endoderm lined cavity, but after much study of this point, I am convinced that unusual as it is, there is not enough endoderm to enclose these ova, but only a very small amount reaching out a short distance from the throat in all directions ....«. »A study of various series agrees in showing only one very thin layer the ectoderm in contact with the ova except near the stomodaeum.«

Daß Osborn das ectodermale Häutchen der Kannibalen nicht fand, ist begreiflich, da diese Membran außerordentlich dünn ist, und in Schnitten nach den gewöhnlichen Methoden angefertigt, leicht zerstört wird. Ich hatte solche Schwierigkeiten, daß selbst nach Anwendung der Kreosotmethode meine besten Schnitte nicht immer tadellos waren. Trotzdem zeigten sie eine kontinuierliche ectodermale Membran, über deren Existenz die »very ample folds« der Pre-Kannibalen überhaupt keinen Zweifel lassen können.

Da das Entoderm nicht kontinuierlich und an vielen Stellen so dicht mit dem Ectoderm verschmolzen ist, daß man kaum die zwei Membranen unterscheiden kann, so folgt natürlich, daß die Abwesenheit des Ectoderm in Osborns Schnitten, die Abwesenheit des Entoderms zur Folge hatte. Osborn hat recht, wenn er sagt »there is not enough endoderm to enclose these ova«, aber nicht in dem Sinne, wie er es gemeint hat, denn die Schnitte, die gar kein Entoderm zeigten, konnten keine Vorstellung von dem unterbrochenen Zustande dieser Membran geben.

In bezug auf die Außennieren sagt er S. 874: »The physiological significance of this organ is indicated by its name. As usual with prosobranchs, the embryo develops inside an impervious capsule consequently it is of great importance that the wastes from its actively developing tissues be kept out of contact with them. This is done by intra-cellular storage. The barrier of living cytoplasm at the outer end of the cell keeps the cell the better from disintegrating and the contained material from escaping. This device reminds one of the Lepidoptera and their scales as reservoirs for waste nitrogen during metamorphosis«. »Amitosis here is clearly in accordance with the view, that senescence and amitosis are closely related; for these cells are plainly reaching the end of their career. Though they are for the time a part of a very young embryo, the organ is no more an integral part of the embryo, than the embryonic membranes of Arachnids and insects, in which amitosis is well known to be associated with senescence. It is really merely an embryonic structure. It is not however clear, that the active secretory function of these cells is a cause of the amitosis.«

Daß die Außennieren als Sammelplätze von Abfallprodukten funktionieren, ist zweifellos wahr, da sie zur Zeit ihrer Abstoßung noch von bedeutender Größe sind. Die Verkleinerungen, die mit zunehmendem Alter an ihnen bemerkbar sind, zeigen aber schon für sich, daß die Außennieren nicht nur als Sammelplätze zu deuten sind. Die nuclearen Aktivitäten, die ich im vorhergehenden beschrieben habe, zeigen, daß die angesammelten Stoffe in eine andre, meines Erachtens lösliche, Form umgearbeitet werden. Daß solche Excretion Nachteile für die in einer undurchlässigen Kapsel enthaltenen Embryonen mit sich führen würde, ist ganz klar, aber die Kapseln sind nicht, wie Osborn annimmt, undurchlässig, wovon man sich leicht durch sehr einfache Experimente überzeugen kann; z. B. trocknen die dem Wasser entnommenen Kapseln in einem Tage ganz aus, und wenn man sie in einer zu geringen Menge für mehrere Tage aufbewahrt, kann man den schlechten Einfluß, den Störung des normalen Gas- und Flüssigkeitswechsels mit sich führt, leicht an den Embryonen erkennen.

Die Aktivität der amitotisch entstandenen und sich teilenden Kerne, von denen Osborn überhaupt nicht spricht, kann nicht als Zeichen der Senescenz gedeutet werden, sondern ist mit hohem Stoffwechsel verknüpft. Aus diesem Grunde allein ist die Ansicht, sie seien nicht integrale Teile des Embryo, falsch, aber selbst, wenn sie nur als Sammelplätze von stickstoffhaltigen Abfallprodukten funktionierten, so wären sie insofern, als diese Funktion von Wichtigkeit im Leben der Larven ist, doch integrale Teile der Embryonen, die nicht ohne diese oder gleichwertige Organe bestehen könnten.

Zitierte Literatur.

56. Koren u. Danielssen, Fauna littoralis Norvegiae. Bergen 1856.

57. W. Carpenter, On the development of Purpura. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. XX. 1857.

72[1]. E. Selenka, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Niederländ. Arch. für Zoologie. I. Bd. 1871—1873.

72[2]. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.

75. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Compt. Rend. Acad. Sc. T. LXXXI. 1875.

77[1]. O. Bütschli, Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

77[2]. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

78. W. K. Brooks, Preliminary observations upon the development of the marine prosobranchiate Gastropods. Chesapeake Zool. Laboratory. Johns Hopk. Univ. Scient. Results. 1878.

79[1]. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch. Bd. V. 1879.

79[2]. H. Fol, Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. exp. gen. T. VIII. 1879.

82[1]. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.

82[2]. P. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1882.

86[1]. J. P. McMurrich, A contribution to the embryology of the Prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1886.

86[2]. H. L. Osborn, Development of the Gill in Fasciolaria. Ibid. Vol. III. 1884—1886.

92. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. Erster Theil. Zur Entwicklung von Bithynia tentaculata. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. X. 1892.

93[1]. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1893.

93[2]. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea Lam. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.

97. E. G. Conklin, The Embryology of Crepidula. Journal of Morphology. Vol. XIII. 1897.

98[1]. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

98[2]. Hch. Stauffacher, Die Urniere von Cyclas cornea. Ibid. Bd. LXIII. 1898.

99. T. H. Montgomery, Comparative cytological Studies. Journal of Morphology. Vol. XV. 1899.

02[1]. F. Meves, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Diese Zeitschrift. Bd. LXXII. 1902.

02^{2}. E. B. Wilson, The Cell in Development and Inheritance. New York 1902.

02^{3}. R. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.

03. E. G. Conklin, Amitosis in the Follicle Cells of the Cricket. American Naturalist. Vol. XXXVII. 1903.

04. H. L. Osborn, Amitosis in the Embryo of Fasciolaria. Science. Vol. XIX. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

Cyl, Zylinder;
Dt, Dotter;
Ect, Ectoderm;
End, Entoderm;
End.Ex, entodermale Excretzellen;
ExK, Excretkörper;
ExK', sekundäre Excretkörper;
Fs, Fuß;
Ftstz, Fortsatz;
gr.Rg, granulärer Ring;
Hb, Haube;
Ht, Häutchen;
Hin, hinteres Ende;
hin.Bl, hinteres Bläschen;
Kpf.bl, Kopfbläschen;
Mak, Makromeren;
Md, Mundöffnung;
Mes, Mesoderm;
op.Gr, optische Grube;
Pfrpf, Pfropfen;
Syn, Syncytium;
Vac, Vacuole mit klarer Zone verbunden;
Vac', Vacuole lose im Kern;
Vac'', Vacuole nach außen entschlüpfend;
Verb.Rg, Verbindungsring;
Vel, Velum;
Vor, vorderes Ende.

Tafel VI—IX.

Alle Bilder, bis auf eins, wurden mittels des Abbeschen Zeichenapparates verfertigt, selbst die zusammengesetzten, wie Fig. 2 und 12, deren Teile jeder soweit wie möglich erst separat abgezeichnet wurde. Alle Zeichnungen wurden zur Ebene des Tisches gemacht. Sämtliche Figuren sind hier auf die Hälfte der Originale reduziert. Die Vergrößerungsangaben beziehen sich auf diese reduzierten Bilder.

Fig. 1. Pre-Kanniballarve. Vorderes Ende nach oben, wo sich die Kopfblase mit ihrem schäumigen Ectoderm klar wiedergibt. Vergrößerung D Obj. X 4, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 2. Pre-Kanniballarve. Aus Dünnschnitten rekonstruierte Figur. Vorderes Ende nach oben; Zylinder etwas oberhalb der Vertikalmittellinie. Hinteres Ende sehr unregelmäßig. Vergrößerung 7 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Larve desselben Alters, wie in Fig. 2, in der Ebene des Zylinders. Mitten ist der Dotter, nach außen passierend ist Entoderm, Mesoderm und Ectoderm. Oben rechts und links am Zylinder sind die ersten Anlagen der Excretkörper oder Außennieren. Vergrößerung 12 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 4. Ein horizontaler Schnitt durch die Larve, die in Fig. 2 aus Dünnschnitten rekonstruiert ist. Vergrößerung 7 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch den Zylinder der Larve Fig. 2. Unterer Teil stark bewimpert und vacuolisiert, eine Degeneration, die dem Durchbruch des Mundes zuvorgeht. Rechts und links die Excretkörper. Erste Anzeichen der Amitose. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 6. Junge Kanniballarve kurze Zeit nach Durchbruch des Mundes. Die Larve liegt auf ihrer linken Seite; vorderes Ende nach oben. Der rechte Excretkörper zeigt sich deutlich; unter ihm der Mund, hinter ihm vier Dotterkugeln, die von den Makromeren der Furchungsperiode herstammen, die aber erst jetzt, wo die Larve durch Aufnahme von Eiweißsubstanz etwas geschwollen ist, sich zeigen. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 7. Kannibal, der zwei Eier verschluckt hat, von der ventralen Seite gesehen. Der Mund liegt zwischen den zwei Excretkörpern; unter dem rechten stehen zwei Makromeren heraus. Im Vergleich mit früheren Stadien ist diese Larve viel regelmäßiger. Vergrößerung D Obj. X 2, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 8. Kannibal, der schon vier Eier verschluckt hat und ein fünftes bewältigt. Auffallend sind die großen Außennieren, die jedoch nicht ein älteres, sondern ein jüngeres Stadium als Fig. 7 darstellen. Größe, Anzahl der verschluckten Eier usw. lassen nicht auf Alter schließen, vielmehr der histologische Zustand der Außennieren. Vergrößerung D Obj. X 2, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 9. Kannibal, der 14 Eier verschluckt hat. Außennieren in viel höherem Grade der Entwicklung als in vorhergehenden Bildern. Zellwände sind jetzt bleibend da und die Kerne haben schon in einigen Fällen amitotische Teilungen durchgemacht. Vergrößerung 40 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 10. Vollgemästeter Kannibal. Kopfbläschen nach oben. Solch eine Larve mag über 300 Eier enthalten. Vergrößerung 20 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 11. Querschnitt durch einen etwas älteren Kannibalen. Mesoderm zeigt sich nicht in dieser Ebene. Viele der Eier sind schon zerplatzt, in andern teilen sich die Keimbläschen durch Amitose. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 12. Die Ventralseite eines älteren, aus Schnittpräparaten zusammengestellten Kannibalen. Kopfbläschen, Außennieren, Mund und Fuß sind einem Individuum entnommen, der übrige Körper einem andern. Das Kopfbläschen ist größer als wie gewöhnlich, doch in andern Hinsichten ist es normal. Das Bild zeigt genau die an einem einzelnen Exemplar überhaupt nicht wahrzunehmenden Verhältnisse der äußeren Organe. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 13. Teil der Oberfläche eines Excretkörpers im Stadium der Fig. 8. Zellwände nicht wahrnehmbar. Vacuolen sehr verschiedener Größe kommen zu dieser Zeit vor. Die Kerne sind meistens in der Nähe der großen Vacuolen. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2 X 18 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 14. Optischer Schnitt durch einen Excretkörper, etwas älter als in Fig. 13. Zellwände sind jetzt wahrnehmbar. Die Kerne scheinen durch die größeren Vacuolen zu passieren. Eine der Zellen hat gar keine sehr großen Vacuolen mehr, aber eine Anzahl kleiner, mitten unter welchen sich der Kern befindet. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 15. Optischer Schnitt durch ein etwas älteres Stadium. Stark vergrößert. Die großen Vacuolen sind ganz verschwunden; die Kerne haben eine centrale Lage aufgenommen, und den Zellwänden entlang sind Ansammlungen von Körnchen. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 16. Querschnitt durch die Excretkörper einer Larve etwas jünger als die in Fig. 9. Oben sind zwei Außennieren durch die dünne Membran des Kopfbläschens verbunden, nach unten ist der Schnitt offen, weil das Kopfbläschen erst von der Larve hat entfernt werden müssen. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 17. Einige Zellen aus der Mitte eines Excretkörpers Fig. 16. Vergrößerung 12 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 18. Einige Zellen aus der Region des Verbindungsringes Fig. 16. Vergrößerung 7 Obj. X 8, Oc. 2. Leitz.

Fig. 19. Ältere Außenniere, von der dem Embryo zugewendeten Seite gesehen. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 20. Optischer Schnitt durch eine ältere Außenniere, in der Amitose sich abspielt. Die Zellen sind jetzt Polygone, nahe zusammengedrängt, und von kleineren Vacuolen erfüllt. Vergrößerung A Obj. X 4, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 21. Querschnitt durch eine Außenniere, etwas älter als Fig. 19, an welch letzterer die Ebene des Schnittes angegeben ist. Der Hohlraum ist die Höhle des Näpfchens; unten rechts und links zeigen sich Schnitte durch den Verbindungsring. Vgl. Fig. 19. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 22. Älterer Schnitt in derselben Ebene. Zeigt, daß der Verbindungsring zerschmolzen ist und einen in den Hohlraum des Näpfchens hinein projektierenden Pfropfen gebildet hat. Unten rechts und links ist der Pfropfen mit dem Ectoderm der Larve verbunden. Vergrößerung 3 Obj. X 8, Oc. 2. Leitz.

Fig. 23. Pfropfen aus Fig. 22. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 24. Vier Pfropfenkerne. Vergrößerung 12 Obj. X 8, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 25. Kopfende einer vollentwickelten Veliger-Larve. Das Kopfbläschen mit seinen zwei Tentakeln liegt mitten im Velarfeld. Zwischen der präoralen und der postoralen Reihe des Velums ist die Mundöffnung, und unter der postoralen Reihe zeigt sich deutlich der Fuß mit seiner Drüse. Unter dem Velum hängen rechts und links die Excretkörper, die nicht immer von gleicher Größe sind. Die numerierten Linien, die durch das Bild in verschiedenen Richtungen gezogen sind, geben die Ebenen, durch die ihnen gleich numerierte Schnitte geführt sind (vgl. Textfig. 4). Vergrößerung 20 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 26. Querschnitt durch eine vollentwickelte Außenniere. Ebene des Schnittes an Fig. 25 angegeben. Vergrößerung A Obj. X 4, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Zeiss.

Fig. 27. Längsschnitt durch eine vollentwickelte Außenniere. Ebene des Schnittes an Fig. 25 angegeben. Dieser Schnitt zeigt Näheres über die Verhältnisse, die bei einer mehr als gewöhnlich innigen Verbindung zwischen Velum und Außennieren obwalten. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 28—39. Optische Schnitte durch Außennierenzellen, in denen Amitosen sich abspielen. Vergrößerungen 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 40—42. Dünnschnitte durch amitotisch entstandene Kerne der Außennierenzellen. Besonders bemerkenswert sind die unregelmäßigen klaren Zonen um die Nucleolen herum. Vergrößerung 12 Obj. X 6, Oc. 2 X 2. Leitz.

Fig. 43. Eine isolierte Vacuole stark vergrößert, freier Hand gezeichnet.

Fig. 44. Eine einem vollentwickelten Excretkörper aus der Mitte entnommene

Excretzelle. Bemerkenswert ist die lange, gestreckte, prismatische Form und das haubenartige obere Ende der Zelle. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2 X 18 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine solche Zelle. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 46. Längsschnitt durch ein Velum, in dem einige Zellen der postoralen Reihe zu sekundären Excretzellen (*ExK*) verwandelt sind. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 47. Seitliche Oberfläche eines Velums; oben die prä- unten die postorale Reihe, letztere mit sekundären Excretzellen (*ExK'*). Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 48. Kopfbläschen eines vollentwickelten Veligers, von oben gesehen. Rechts und links sind die Tentakel, und zwischen ihnen einige sekundäre Excretzellen. Vergrößerung 40 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 49. Eine aus mehreren durch einen älteren Kannibalen geführten Querschnitten zusammengesetzte Figur. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 50, 51, 52. Dünnschnitte durch Zellen des Schlundes der in Fig. 49 erwähnten Larve. Fig. 50 u. 51 sind durch Zellen der seitlichen und hinteren Wandung des Schlundes; Fig. 52 der vorderen, wo die Verhältnisse verschieden sind. Vergrößerungen 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Contributions toward the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes (Hymenopteron).

I. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells.

By

William S. Marshall and **Paul H. Dernehl.**

With Plates X and XI.

Historical.

The earlier students of insect embryology were at a great disadvantage in their work in having to study the egg entirely from an external view; there was hidden from them, either entirely or in part, much that has since been observed. By crushing the egg certain observations were made as to the presence of nuclei or cells within it, a use of transparent eggs led to similar conclusions; this could only lead at first to a supposition that these had anything to do with the cells which later were seen to appear upon the egg's surface. The use of the microtome and modern methods of staining necessarily gave to all later students a means of ascertaining what took place within the egg, also of following the changes and connecting them with each other. It appears, however, in insect embryology, as with so many other branches of zoology, that the earliest workers gained a surprising knowledge of their subject. Before it was conclusively shown that the first segmentation nucleus gave rise by division to the nuclei which later took part in the formation of the blastoderm cells, this was held by some to be their origin, and the later works have given us details but few general conclusions concerning the development of the insect's egg.

Historically considered, the pre-blastodermic development of the Hymenoptera would be short, and it seems to us best to give a general account of what was known concerning the early development of insects prior to the advent of modern methods of research. Our account is not perfect, a number of references not being at our disposal, and, in some few instances, cited results have been taken from other papers.

HEROLD and KÖLLIKER (29) were two of the first, whose observations on insects eggs could be said to have any embryological bearing. KÖLLIKERS work, which appeared in 1842, was written from observations on *Chironomus*, *Simulia* and *Donacia*. He undoubtedly observed a blastoderm surrounding the Dipterous egg, which covered the entire yolk mass. The nucleated cells of this peripheral layer increased in number, becoming smaller and finally showing more than a single layer. BURMEISTER (8), studying the eggs of *Palingenia*, found a layer of unequal thickness on the surface of the egg, probably the Keimhautblastem. He also saw, although ZADDACH (63) disagrees with this statement, a blastoderm which covered two-thirds of the egg, developing on the third day. LEYDIG (38), figured the ovarian tubules with enclosed eggs of *Aphis*, and figured an early stage containing a number of large nuclei within the egg; in a later stage these are shown nearly surrounding it, occupying a position that would correspond to the blastoderm cells, or rather the nuclei of them.

ZADDACH'S (63) paper, published in 1854, on the development of the Phryganids, was much more of an attempt than had yet been made to work out the embryology of any insect. He followed the development through, and than gave considerable space to the discussion of questions having a general and a comparative interest. He first describes the appearance, at the periphery of the egg, of numerous »Punkte und Stellen« from which the yolk withdraws and they then flow together, forming a broad peripheral zone over the egg; this is clearer and more finely granulated than the other contents of the egg. We are unable to make out just what ZADDACH meant; he undoubtedly describes here the Keimhautblastem, but forming in a peculiar way. There next appears a number of round »Flecke«, in this peripheral layer, which are the first blastoderm cells; these are nucleated and surround the egg in a continuous single layer. The cells are at first nearly square, but change by a rounding-off of the corners. ZADDACH describes these blastoderm cells as remaining large over the ventral surface but disappearing dorsally.

A paper by HUXLEY (27) in 1857, gives a figure of an *Aphis* egg showing a peripheral layer of large nuclei, which, on one side of the egg, are represented as separated from each other by boundaries thus giving to each separated part the appearance of a cell. Two of the nuclei with surrounding cytoplasm are figured enlarged, each nucleus having in its center a large irregular spot (nucleole). Huxley says: »The peripheral clear layer is, on the other hand, in all essential respects, comparable to a blastodermic vesicle; and I see no reason why it should not be called a blastoderm.« This blastoderm becomes two layered. Huxley thought that the »pseudoval endoplast« (nucleus) divided and gave rise to endoplasts of the germ; or, in other words, the nuclei of the blastoderm cells came from the nucleus of the egg (first segmentation nucleus).

The following year Leuckart (37), in giving the development of *Melophagus*, describes the yolk as withdrawing from the cell membranes leaving a clear space filled with fluid, which was largest at the poles. The »egg-nucleus« he lost sight of but saw in the egg a number of clear bladder-like spots. He disagrees with Zaddach (63) who called these spots nucleated cells, and held that they later formed the blastoderm. These »cells« were at first few in number and far apart, but occurring in some eggs in greater numbers than in others. Leuckart observed some of these dividing, and then goes on to declare that they are not cells, »sondern vielmehr Körper, die den Zellenbildungsprozeß erst einleiten«. He did not observe the origin of the blastoderm cells, but thought they came from the »egg-nucleus« by a process of budding. According to Leuckart the blastoderm was but one layer in thickness. He compares the segmentation of the insects egg with that of other animals, and describes it as a sort of superficial segmentation.

A number of brief observations on insect's eggs made by Rathke (47) were gathered by Hagen and published in 1861. Rathke, in *Naucoris,* observed the blastoderm cells, but was unable to tell if they surrounded the egg or were present in groups upon its surface. Each cell contained a spherical nucleus and one to two nucleoles. He also described the egg of a beetle as having a clearer layer on the periphery in which were a number of blastoderm cells. The egg of *Liparis* was described as having this same peripheral mass and containing more than a single layer of cells. In Phryganid eggs he noticed the same layer, »Embryonal substanz«, but not so evenly distributed over the egg; he here also noticed that the ventral surface developed first. The next year Robin (48, 49) observed a number of half round bodies in the egg of *Tipulaires*, which became rounded and then flattened against each other; they finally were cut off from the yolk and formed a continous layer over the egg (Blastoderm). The cells which formed this layer originate by a process of budding. He describes a second and a third layer, both also formed by budding.

Weismann (59), working in 1865 on the development of the Diptera, noticed the clear peripheral layer covering the egg, which had been seen by others, and called it the Keimhautblastem. In this the blastoderm cells appeared by a process of free cell formation and spread out upon the eggs surface. The nuclei appear first, they are cut off in little masses of protoplasm to form the cells, which, rounded at first, later become prismatic. An inner Keimhautblastem appears just inside of the blastoderm which it supplies with nourishment, gradually decreasing in amount and finally disappearing. In *Musca* Weismann describes the Keimhautblastem as appearing first at the anterior pole of the egg and from here spreading over the entire surface. He also notices that cells of the blastoderm migrate into the yolk and noted the division of the blastoderm cells. Kupffer (34), working in 1866 on the development of *Chironomus*, agrees with Weismann regarding the early development of the egg.

Metschnikow (41), in 1866, found that in *Simulia* the blastoderm covers the entire egg; it is of the same thickness excepting at the posterior pole where it is thicker. The cells of the blastoderm are cylindrical, each containing a nucleus with a nucleole; they lengthen becoming of a different shape at the poles than those covering the rest of the egg. In *Cecidomyia*, a single nucleus was first noticed within the egg; this divides and by repeated division and a wandering of the nuclei, a zone of them is formed which finally passes to the periphery where cells are formed. These are at first spherical, but later become cylindrical. By viviparous aphids Metschnikow found an early stage in the egg's development which contained but a single nucleus. This divides and the two resultant nuclei, at first near each other in the center of the egg, separate; they divide, the division continues and results in a layer of nuclei at the periphery. The blastoderm cells form and lengthen, becoming largest at the broad end of the egg. Metschnikow was against Weismann (59) in his free cell formation theory, holding that the cleavage nuclei were nuclei only, and that they gave rise to the nuclei of the blastoderm cells.

Three years later Melnikow (40) observed in the eggs of

Donacia a number of clear spots near the periphery; they appeared first on the ventral surface: he followed Weismann (59) in believing their origin to be a free cell formation. These nuclei later become the nuclei of the blastoderm cells which surround the egg in a single layer. The blastoderm of the ventral surface becomes thicker than the rest, this thickening beginning at the middle of the ventral surface and extending towards both poles but more marked at the anterior. By *Pediculus* a similar blastoderm formation was observed.

In 1869 Ganin (16) found that the blastoderm cells in Hymenoptera arise first at the posterior pole and then spread, the cells at the poles being the largest, dorsally the smallest. In another paper published the same year on the development of *Platygaster* (Ganin, 17), he endeavoured to compare the entire yolk to the Keimhautblastem of other insect eggs. In a third paper he studied the development of the Diptera (Ganin 15); he showed the appearance of nuclei in a peripheral layer and distinguished a convex ventral surface. The same year Brandt (4) found that in the formation of the blastoderm by Odonata the cells appear at the periphery in groups and that later the blastoderm becomes thickened on one part of the surface.

In 1870 Grimm (20) studied the development of *Chironomus*, finding a layer, the Keimhautblastem, covering the egg; this was in some parts thicker than in others. A single nucleus gave rise, by division, to others, and these moved to the periphery of the egg where a blastoderm was formed. The blastoderm cells later divide transversely, resulting in the formation of two layers. Grimm (21) also described the same process of blastoderm formation in *Docophorus*.

Bobretzky (3), in 1870, studied the development of two Lepidoptera by sectioning the egg, and he showed conclusively that the nuclei of the blastoderm cells come from those nuclei which are earlier within the egg. These »cells« within the egg are amoeboid and connected by fine processes. The blastoderm cells are at first large and far apart, becoming smaller and packing closely together. Some »cells« remain in the yolk. He held that the amoeboid cells came from the first segmentation nucleus. Previous to this paper by Bobretzky, appeared two important works on insect embryology, the one by Kowalevsky (31), the other by Bütschli (9).

The Formation of the Blastoderm.

The general form of the egg of *Polistes* is ovoid with one pole wider than the other. The widest part of the egg is towards the anterior end, the egg tapering towards the posterior pole at the extremity of which is the narrowest part. From this general shape there are some deviations either in a relative lengthening or shortening of the long axis, also in a suppression of the pointed end, some few eggs shortening so much as to become nearly spherical. The narrower posterior end is used for attachment in a cell of the nest towards the opening of which the anterior end points. One surface of the egg is concave or flattened, opposed to which is a convex surface. There are often found irregularities in which either the concavity or the convexity, or both, may be suppressed. The convex surface becomes the ventral, the concave the dorsal aspect, of the egg. This same orientation has been observed in Hymenoptera by KOWALEVSKY (31) and BÜTSCHLI (9) for *Apis*, by CARRIÈRE and BÜRGER (11) for *Chalicodoma* and by GANIN (16) for *Formica*.

The eggs are attached, one in each cell, to that wall which is nearest the center of the nest. In a few cells two eggs were found which must have led, later, to the death of one or both of the larvae which developed from these eggs. The point of attachment of the egg is usually about two-thirds the depth of the cell. In the young nests an egg is found in each cell, but as soon as these develop to larvae the eggs are then found only in the youngest, outermost, cells which have been added to the nest. The nest increases in size, the eggs soon becoming larvae, the larvae, pupae, and we then find that even the marginal row of cells is in part filled with pupae and eggs can then be obtained from a few only of these outermost cells. The development of the wasps in the central cells is finally completed and when the mature wasps leave them they are used again, eggs being found both in these central cells as well as some of those comprising the marginal row. Both from what has been said, and the fact that early development proceeds rapidly, the exceeding difficulty of procuring many eggs in their earliest stages of development is appreciated. The occurrence of the wasps also varies greatly in different years, and with this, the abundance or scarcity of nests.

The many eggs of *Polistes* sectioned by us have failed to show any stages in the formation of the polar cells, the union of the pronuclei or the earliest divisions of the cleavage nuclei. We begin our account of the formation of the blastoderm after the earliest divisions of the cleavage nuclei have already occurred.

The earliest stage which we have found (Fig. 1), shows a small number, six, of nuclei within the egg; these are not central in their position, but all lie nearer the anterior than the posterior pole, confined to the anterior half of the egg. A similar occurrence, as to position, of the few nuclei at first found within the egg, has been observed for a number of other insects by WEISMANN (59) in *Chironomus*, KOWALEVSKY (31), GRASSI (19) and DICKEL (14) in *Apis*, BOBRETZKY (3), in *Pieris*, HEIDER (22) in *Hydrophilus*, and CARRIÈRE and BÜRGER (11) in *Chalicodoma*. What relation this localization of the first few nuclei has to the position of the first segmentation nucleus within the egg we are unable to say; whether the latter originally occupied the same relative position or wandered there from some other part of the egg. Other than their being in a certain part of the egg there is no arrangement of these first nuclei relative to each other or any axis of the egg itself. Whenever, during these early stages, any nuclear divisions were noticed, they were always mitotic.

The nuclei divide, increasing in number, all remaining for some time within the anterior half of the egg, showing the same irregular arrangement as was at first observed. A little later a change begins to take place, it being noticeable that, while predominately irregular in position, some definite arrangement of the nuclei within the egg is suggested (Fig. 3). As the nuclei increase in number most of them move away from their original position wandering towards the surface of the egg (Fig. 4); a few, however, remain near their original positions and are thus nearer the median part of the egg than the others. The nuclei can now be divided, although such a division is not as yet well defined, into two groups; one group, the larger, comprising those nuclei, the cleavage nuclei, which have moved furtherest from their original position; the other, the smaller group, containing those nuclei, the yolk nuclei, which remain nearest the original position.

At a somewhat later stage it becomes apparent that the nuclei are moving more rapidly towards the posterior pole than in any other direction. This is clearly seen by comparing Figs. 2 and 4. If in each of these two figures we would draw a line connecting all of the nuclei which are outermost, the outlines thus formed would be quite different, more circular in the first figure, the younger egg, while in the second figure, the outline would more closely follow that of the egg itself. Passing on to a still somewhat older egg (Fig. 6) we find that the arrangement already suggested becomes very pronounced, one group of nuclei, the outermost, arranging themselves in a zone or belt with an outline very similar to that of the egg, a second group, the nuclei of which remain near the center of the egg and show a very irregular arrangement. Those of the first group, the cleavage nuclei, and those of the second group, the yolk nuclei, both add to their number by mitotic division.

As just mentioned all the nuclei present possess the power of dividing mitotically and are as yet different from each other only in their position within the egg. There now appears a difference in the secondary origin of the various nuclei. The cleavage nuclei, when clearly defined as such, increase only by mitosis of nuclei belonging to this group; the yolk nuclei increase by mitotic divisions of their own number and also in the following manner. As the cleavage nuclei wander towards the periphery of the egg a few drop behind and add themselves to the second, inner group, the yolk nuclei. Sections of eggs showing the zone of cleavage nuclei well out towards the periphery would show nuclei just within the zone and at some distance from most of the yolk nuclei. We could see no indication that these nuclei ever rejoined the zone, and, as yolk nuclei are in later stages present in this same part of the egg, it appeared most probable that these nuclei, whose origin was from the nuclei of the zone, remained in the yolk and became yolk nuclei.

The division of nuclei within the egg and the fact that they all came originally from the first segmentation nucleus has been known for some time, METSCHNIKOW (41); the question concerning the kind of division being, however, a subject of dispute. WITLACZIL (62) found for the eggs of *Aphis* that the nuclei within the egg divided amitotically his figure showing a nucleus of a »biskuitförmige Gestalt«. According to WILL (61), the division of the cleavage nuclei occurs mitotically. In 1889 HEIDER (23) for *Hydrophilus* and WHEELER (60) for *Blatta* and *Doryphora* described the division as mitotic. CHOLODKOWSKY (13) described amitosis as occurring in the yolk nuclei of *Phyllodromia*, SCHWARTZE (51) holding that in *Lepidoptera* division is not always the same, occurring mitotically in the cleavage nuclei but not discovering any mitotic figures in those nuclei within the center of the egg. HEYMONS (26) found mitosis in the cleavage nuclei in some *Orthoptera*, but in *Forficula* a direct division of the yolk nuclei. TSCHUPROFF (35) distinguishes two kinds of nuclei in the eggs of *Odonata*, the one kind dividing by mitosis, the other amitotically. CARRIÈRE and BÜRGER (11) found that the yolk nuclei of *Sialis* divided amitotically. These latter for *Chalicodoma*, and

Dickel (14) for *Apis*, have described the zone of cleavage nuclei, at about a similar stage, as appearing in a pyriform arrangement in longitudinal section; a line connecting all the cleavage nuclei in the *Polistes* egg never had this outline, but was in general much more the shape of the egg. Kowalevsky (31) also noted the same pyriform arrangement.

We have already noted that in the egg of *Polistes* all nuclei divide mitotically and that the only difference between any of them is in their position within the egg. Repeated mitosis adds largely to the number of nuclei in each group, the zone of cleavage nuclei becoming more and more clearly defined. In the earliest stages we were unable to distinguish the cleavage — from the yolk — nuclei, and could not with certainty determine to which group any of the nuclei then present would belong. A similarity of the nuclei in the egg was early noted by Cholodkowsky (13), and Dickel (14), has lately called attention to this fact. In our study of *Polistes* we have failed to find at any stage a definite arrangement of the dividing nuclei either relative to each other or to the surface or the axes of the egg. Such a definite arrangement has, however, been noticed in the eggs of other insects. Blochmann (2) found that the nuclei forming the zone divided tangentially and radially; in this way some of the newly formed nuclei remained with those of the zone, others passing inside it to become yolk nuclei. Heymons (26) has described the division of the cleavage nuclei, when near the periphery, as parallel to the egg's surface. Schwartze (51) found that the nuclei of the zone, which was concentric to the periphery of the egg, divided paratangentially to the surface. Will (61) figures nuclei at the periphery, and before reaching it as dividing, but not all in any one definite direction, and Henking (25) found that the nuclei in the eggs of *Pyrrhocoris* do not divide in a tangential or any other definite direction. Graber (18) and Wheeler (60) both found the axes of the dividing nuclei all parallel to the longitudinal axis of the egg. Heymons (26) noted in *Forficula* a definite arrangement of the spindle in the dividing cleavage nuclei.

In the earlier stages it was noticed that all or the majority of the nuclei were within the anterior half of the egg. This arrangement is different in older stages and one showing the zone of cleavage nuclei clearly defined would give a great similarity between the anterior and the posterior halves of the egg, the former half containing a slightly greater number of yolk nuclei than the latter.

It would also show the cleavage nuclei a little nearer the anterior than the posterior end. Later stages in development than have yet been described (Fig. 6) show a much greater number of nuclei in each group, a nearer approach of the zone of cleavage nuclei to the egg's periphery, and a greater regularity in its arrangement. A different arrangement of the zone of cleavage nuclei has been noticed in other *Hymenoptera.* Carrière and Bürger (11) for *Chalicodoma* and both Kowalevsky (31) and Dickel (14) for *Apis* have seen that the zone assumes a pyriform outline the widest part nearest the anterior pole of the egg. By *Polistes*, as soon as approximately half of the cleavage nuclei have wandered into the posterior half of the egg, they assume an outline very similar to that of the egg. The cleavage nuclei nearest the posterior end travel a much greater distance than do the others. When eggs at a similar stage are cut transversely the zone of cleavage nuclei is seen to lie near the surface being evidently at all parts equidistant from it (Fig. 5). There is as yet no intimation as to which surface of the egg will later become ventral or which dorsal. The yolk nuclei are scattered irregularly within the zone, but, as in the longitudinal section, there is no regularity in their distribution. Nothing bearing any resemblance to the rosette arrangement noticed in transverse sections of Dipterous eggs by Kowalevsky (32) and Graber (18) was seen. The entire segmentation in *Polistes* is very similar to that observed by Henking (25) for *Lasius* and by Dickel (14) for *Apis.*

A Keimhautblastem is present in the egg of *Polistes* and has been previously observed in other *Hymenoptera*, a number of workers have found it present by *Apis*, Henking (25) by *Lasius*, and Carrière and Bürger (11) for *Chalicodoma.* The earliest stages of *Polistes* that we studied showed it to be already present, a thin finely granulated and vacuolated layer, covering the entire surface of the egg just within the egg membranes. Externally it has a distinct boundary but is internally very irregular, sending numerous processes into the mass of yolk. As the egg develops it increases in thickness, becoming widest just previous to the entrance of the cleavage nuclei to form the blastoderm. It is noticeably thicker on the ventral than on the dorsal surface. We at first thought the thickness of the Keimhautblastem could be used in distinguishing the different surfaces of the egg and in judging of its comparative age. This it is impossible to do, the thickness varying nearly as much in eggs of the same age as those in different stages of development, there also being a variation in its thickness over different parts of the same egg. It is true that in general the ventral surface has a thicker layer than the dorsal, but this is not always so, it being often more marked at other parts.

Having now arrived at a stage in the development of the egg just preceeding the arrival of the cleavage nuclei at the egg's surface and their entrance into the Keimhautblastem, we will proceed to a study of the nuclei we have seen are present within the egg. In any stage during the pre-blastodermic development of *Polistes* we find, as already stated, that the difference between the many nuclei within the egg is one of position. The similarity between the cleavage and the yolk nuclei was, we believe, first pointed out by CHOLODKOWSKY (13) and WHEELER (60), and has later been referred to by DICKEL (14). Much support was formerly given to the view that the yolk nuclei divide amitotically and are thus distinguished from the mitotically dividing cleavage nuclei. CHOLODKOWSKY (13), HEIDER (23), WHEELER (60), TSCHUPROFF (55) and SCHWARTZE (51). We cannot agree with those who take this view; the statement we made that all nuclei, previous to blastoderm formation, are, in the egg of *Polistes* similar, except in position, includes also the more minute structure of either resting or dividing nuclei. We find that not only do all nuclei divide similarly but that the resting nuclei are alike at from whatever point within the egg they are selected.

We find in *Polistes* that all eggs, previous to blastoderm formation, show in their dividing nuclei an abundance of those in the equatorial plate stage, this stage not only being more abundant than any other, but it is found oftener than all other stages of mitosis combined. Considerable differences were shown between the various eggs examined; some with many nuclei would have them all in a resting stage, others would have part resting, and part in various stages of mitosis. Eggs containing many dividing nuclei would generally show them in different stages of division, exceptions to this being found however in some eggs in which all dividing nuclei were in the equatorial plate stage; this is the only stage of mitosis ever found exclusively within an egg. It was also noted that late anaphase stages were very prevalent. HEIDER (23) noticed that in an egg of *Hydrophilus* most of the many nuclei would be in the same stage of mitosis. The same thing was noticed by WHEELER (60) in *Doryphora*. He also called attention to the great preponderance of resting nuclei. A somewhat different condition was noticed by

Heymons (26) for *Forficula* where, after the two groups of nuclei have been formed, the inner group, yolk nuclei, are nearly all resting, the outer group, cleavage nuclei dividing.

Each nucleus, in any of the stages of development already described, is surrounded by a mass of cytoplasm the amount of which varies but little around the different nuclei. This mass of cytoplasm is amoeboid in shape, the pseudopod-like processes extending for varying distances, some anastomosing with similar processes from neighboring nuclei. Each nucleus with its surrounding cytoplasm is in this way connected with several of those near it, there presumedly being a connection between the great part, if not all, of the nuclei within the egg. To what degree this connection extends we are unable to say, it being impossible to follow the fine connecting strands to any great distance between the yolk globules. Any stage of pre-blastodermic development will by careful search reveal some of the nuclei connected in this way (Figs. 11 and 12). Upon entrance of the cleavage nuclei and their surrounding cytoplasm these connections are undoubtedly lost; even at a stage just before this the strands could not be seen, although we incline to the belief that the connection remains until the Keimhautblastem is reached. Even after the cleavage nuclei have entered the Keimhautblastem connecting strands can still be seen joining the cytoplasm of the yolk nuclei which have remained within the egg. These, the yolk nuclei and surrounding cytoplasm, later fuse with each other, forming large multinucleate masses, from which connecting strands have disappeared.

A resting nucleus (Figs. 8, 9 and 10), taken from either cleavage or the yolk group, contains a number of fairly large chromatin granules of various sizes and without any definite shape. These granules do not show any regular arrangement within the nucleus other than that most appear restricted to the peripheral part: each granule is enclosed in the net-like strands of a reticulum. They are often collected in small groups and around each group the network gathers more abundantly than around a single granule. This network, besides surrounding the granules, or groups of the same, connects them with each other, passing from one to another in narrow fibrils or more commonly as wide strands of varying thickness. We were unable to distinguish a nucleole, as such, within the nuclei. An examination of individual nuclei often led to the belief that a nucleole was present, but, what we at first considered a nucleole, did not appear constantly in any number of nuclei. We were unable to see any nuclei in the spirem stage such as Henking (25) found and figured for *Pyrrhocoris*. The cytoplasm is distributed evenly around each nucleus which is often excentric in position, although oftener central. We did not find that the nucleus occupied any regular position within its surrounding cytoplasm relative to the center or periphery of the egg; the regular movement of the nuclei towards the surface of the egg and their frequent division would tend to greatly disturb any regularity of position, if such were present. These statements regarding the position of the nucleus within its surrounding cytoplasm hold good only until the Keimhautblastem is reached after which, as we shall show later, a change takes place. The general outline of the cytoplasm has often been described as amoeboid, and this undoubtedly gives the best comparative description. When we examine the many irregular branching processes (Fig. 11) we find that they resemble much more closely the pseudopodia of the reticulosa than the lobopods of an *Amoeba*. The processes form a delicate branching network which it is impossible to follow at any great distance. The shape of the cytoplasmic mass around each nucleus is greatly influenced by the surrounding yolk globules.

A considerable variation is noticeable in the size of the nuclei from different eggs as well as of the nuclei within the same egg. By measuring a number of nuclei from each of several eggs we find that they are as a whole apt to be larger, or smaller, in some eggs than in others. We find that in early stages of segmentation the nuclei within an egg are nearly all of the same size, the differences, if any, being slight. After the nuclei have wandered as far as the Keimhautblastem, and even in stages a little earlier, the yolk-becomes noticeably larger than the cleavage-nuclei, the difference becoming more pronounced as soon as the blastoderm is formed. Kulagin (33) noticed that, previous to blastoderm formation, nuclei of different sizes were found within the egg, although the difference in size was apparently not general. In later stages he noticed that the nuclei of the blastoderm cells were decidedly smaller than the yolk nuclei. Heymons (26) describes the cleavage nuclei as smaller in *Forficula* than the yolk nuclei, and many others have called attention to this and other differences in size which they noticed in the eggs of the insects they studied. The difference in size which we found between the yolk and the cleavage nuclei, would naturally tend to disprove what we have held regarding the exact similarity of the nuclei in all parts of the egg. We find, however, that only in the late stages is this noticeable and then not more so than the differences in size between nuclei of different eggs. It must be borne in mind, when we meet with these and other slight variations, that we are working with eggs collected indiscriminately from the nest, which were destined to develop into wasps of different sexes. Until proved to the contrary, we see no reason why the fate, as to its sex, of an egg could not influence certain minute differences in the structure of parts of the egg, more especially in the nuclei.

Returning to the account of the resting nuclei we find many of them showing a distinct centrosome (Figs. 9 and 10); this appears as a small, darkly stained granule, situated but a short distance without the nuclear membrane. We could not find that it had any definite position relative to that of the nucleus. NOACK (42) has shown that the centrosome present in the cleavage nuclei of *Calliphora* is in front of the nucleus; that later it divides, the halves separating and going to either side. In *Polistes* a single centrosome surrounded by a mass of archoplasm was present, a single one dividing or the two which would result from such a division not being observed. The boundary between the archoplasm and the surrounding cytoplasm was not such as could be represented by a distinct line; the former stained darker and passed rather abruptly into the lighter colored cytoplasm surrounding it. The archoplasm had in some instances a regular outline (Figs. 8 and 10); in others a distinct radiation was observed (Fig. 9) which penetrated to different depths the surrounding cytoplasm. While not common, two nuclei have been observed within the same mass of cytoplasm (Fig. 11). What we have said concerning the resting nuclei holds good for those taken from early or late pre-blastodermic stages, and also for either cleavage or yolk nuclei.

A study of the dividing nuclei shows that the chromosomes are small irregular bodies the minuteness of which makes a determination of their exact size and number difficult. In an equatorial plate stage we find spindle fibres passing towards each centrosome and converging within the surrounding archoplasm. In this stage a centrosome is clearly seen at each pole surrounded by archoplasm from which radiates a number of distinct astral fibres (Figs. 14 and 15). The distance between each centrosome and the adjacent margin of the cytoplasm is generally short and in this direction, away from the plate, the astral fibres are short, often hardly perceptable. The fibres all remain within the cytoplasm and their length is often limited by the amount of it which extends beyond the margin of the archoplasm. Those astral fibres lying nearest the spindle fibres are the longest, often extending so far that they meet similar fibres from the other pole. Just outside of the spindle fibres a clear space was sometimes noticed, widest at the equatorial plate and from here narrowing towards the poles (Figs. 13 and 15). Its general appearance was as if the cytoplasm lying nearest the connecting fibres was shrunken and pulled away from them.

In many eggs in which dividing nuclei were abundant nearly all stages of mitosis could be found within a single egg. A stage in which the chromosomes have left the equatorial plate and started towards the poles is seen in Fig. 14. Excepting the slight divergence of the chromosomes towards the poles, the figure is similar to the one just described. The chromosomes are quite distinct, centrosomes, archoplasm and astral fibres present, the spindle fibres slightly shortened. Connecting fibres are not yet visible; they appear at a little later stage (Fig. 23) and remain distinct until the daughter nuclei begin to form. This last figure mentioned is the earliest we could find in which connecting fibres were present. After the arrival of the chromosomes at the poles they still remain distinct from each other (Figs. 17 and 20); in some specimens they apparently group closer together than in others and do not then remain distinct but overlap and appear like a single, irregular, darkly stained mass (Fig. 18). Each group of chromosomes now lies near the archoplasm which is still present, showing, as earlier, a distinct radiation. The centrosomes, as easily seen as during the earlier stages, are still present near the center of the archoplasm.

From their first appearance the connecting fibres are in all dividing nuclei very distinct, remaining so until the two nuclei resultant from the division have been formed. We observed in *Polistes* that the connecting fibres often appeared peculiar in that a number of irregular thickenings occurred on them, appearing without any regularity as to position or number (Figs. 17 and 19). Generally more than one swelling was present on a fibre, and, if so, they might be near together or far apart. In one instance they were observed directly in the equator (Fig. 18), but were smaller than usually seen, and only two present. Somewhat similar structures are those found by Hoffmann (26a) in the Hydroids but were always along or near the equator, and do not occur so early in mitosis as we found them in *Polistes*. Carnoy (12) has figured similar thickenings on the connecting fibres in *Steropus* which differ, however, from those we find in being much thinner and longer. That which, as far as we can ascertain, approaches nearest to the condition we find in *Polistes* occurs on the connecting fibres of dividing cartilage cells figured by SCHLEICHER (50), although he has represented the thickenings as occurring regularly, a condition not found by us. Another peculiarity we wish to mention was the occurrence in some dividing nuclei of one or more large irregular bodies found most frequently surrounded by the connecting fibres (Figs. 20 and 21), but which were also seen just outside of them (Fig. 23). As many as five of these peculiar bodies were seen together, the number two or three being, however, much more prevalent. They were of a light brown color, failed in any of our preparation to stain, and occurred oftener in the mitosis of the yolk nuclei.

After the divergence of the chromosomes is completed the centrosome, archoplasm and astral fibres can yet be seen. When the nuclear membrane starts to form, the astral fibres begin first to disappear, followed by the centrosome and archoplasm, the last disappearing somewhat later than either of the others. Even after the nuclear membrane can be distinguished, a small mass of archoplasm is often discernable (Fig. 25). After completed mitosis the resultant nuclei are small, less than one-half the size of the nucleus before division; they apparently increase rapidly in size, very few of the smaller ones being seen. Just previous to, and often after, the formation of the nuclear membrane, connecting fibres are distinctly seen (Fig. 25). The same thing has been figured by LECAILLON (35) where, after the mitosis is completed, in the egg of *Clythra*, and the nuclear membranes formed, connecting fibres still remain.

We have shown that in the egg of *Polistes* the nuclei arrange themselves into two groups and, either resting or dividing, are similar to each other, their only difference being their position within the egg. The inner group, the yolk nuclei, lie scattered irregularly throughout the greater part of the egg; the other group, the cleavage nuclei, have arranged themselves in a zone which is at nearly all parts equidistant from the eggs surface. On the surface of the egg, just within the membranes, lies the Keimhautblastem. The nuclei forming the zone increase their number by mitosis and gradually approach the surface. The last stage we have described was one in which the cleavage nuclei were near the surface of the egg. We will now endeavour to trace their progress into the Keimhautblastem and the formation by them of the blastoderm.

But little seems to be known concerning the entrance of the cleavage nuclei into the Keimhautblastem and the part played in the formation of the blastoderm cells by the cytoplasm which surrounds each of these nuclei. METCZNIKOW (40) thought that in *Aphis*, and earlier the same for *Cecidomyia*, that the protoplasm of the blastoderm cells was formed »aus dem Dotterplasma«. BLOCHMANN (2) found that in the eggs of *Musca*, when the cleavage nuclei and surrounding cytoplasm reached the Keimhautblastem, the forward end of each fused with it. CARRIÈRE and BÜRGER (11) for *Chalicodoma*, found that the protoplasm surrounding the cleavage nuclei fuses with the Keimhautblastem as soon as it reaches it, and NOACK (42) for *Calliphora*, describes these nuclei as carrying their surrounding cytoplasm with them when they reach the outer layer, but fusing with it. The best figures on this subject, much fuller than the text, are those by CARRIÈRE and BÜRGER for *Anthophora*. In Fig. 16 we show a resting nucleus lying just inside the Keimhautblastem, the inner boundary of which is seen to be indistinct, passing gradually into the protoplasm surrounding the nucleus. For the first time the nuclei have now taken a definite position within the surrounding cytoplasm, being near the forward margin, that which is nearest the egg's surface. The whole thus assumes a comet-like appearance, the nucleus the head, and the cytoplasm the tail of the comet following behind. Reaching the nearest part of the Keimhautblastem the nucleus with its surrounding cytoplasm enters it, not however at first fusing, but remaining distinct. In many of our preparations there is no division between the cytoplasm of the cleavage nuclei and the Keimhautblastem; a number of other slides showed that there was undoubtedly, for a time, no union between the two. In Fig. 27 we have a view of three cleavage nuclei entering the Keimhautblastem, the upper one the least advanced of the three. It is evident that no fusion has as yet taken place, the cytoplasm around the nucleus can, in these preparations, be distinguished from the surrounding Keimhautblastem by its darker shade. Such a separation was not seen in all our preparations. The ultimate fate of the cytoplasm brought with the cleavage nucleus is a fusion with the Keimhautblastem, the two forming with the nucleus the contents of a blastoderm cell. GRABER (18) holds that by *Lucilia* the blastoderm cells are formed from the cytoplasm the cleavage nuclei bring with them;

a great difference is here noticeable in the fact that GRABER (18) found, in the eggs of this *Dipteron*, the Keimhautblastem to be absent. If we compare the figures we have just described with any of the blastoderm cells, it will be seen that the amount of protoplasm surrounding the nucleus is much smaller than the amount within the cell. An inner Keimhautblastem is not present immediately after the formation of the blastoderm, and in no sections did we notice a continuous layer just within the blastoderm. We do find, after completed formation of the blastoderm, irregular patches of a rather finely granulated mass at the base of some of the blastoderm cells. We will shortly show that the cleavage nuclei, after reaching the inner surface of the Keimhautblastem, push on through it until they reach a position near its outer surface. The migration of these nuclei to the egg's surface is undoubtedly due, at least the active part of it, to the cytoplasm which surrounds them. The pseudopodial-like processes possessed by these masses of cytoplasm, are used to partially envelope the yolk globules and expose a greater amount of their surface to them, and they are also used in locomotion. When the nuclei reach the Keimhautblastem they move into it, and this locomotion, it seems to us, is easier explained if the two, nucleus and cytoplasm, continue intact. The immediate fusion of the cytoplasm with the Keimhautblastem would compel the nuclei to be themselves the active agency in their further progress.

The nuclei pass on into the Keimhautblastem until about two-thirds of the distance from the inner to the outer surface has been traversed; here their migration ceases. We have often noticed that many nuclei, after they have entered the Keimhautblastem, lengthen, their longitudinal axis then being at right angles to the eggs surface; this is not constant, and is seen only in a few nuclei. A somewhat similar elongated nucleus has been observed by BLOCHMANN (2), HENKING (25), KOWALEVSKY (31) and NOACK (42) as occurring either in an early or late pre-blastodermic stage. All these observers, however, figured the nucleus as cuneiform with the truncated end towards the surface of the egg. When in *Polistes* the nuclei have pushed partly through the Keimhautblastem there follows a period during which it recedes from the egg membranes, not at all points, but between the nuclei, giving the surface an undulating appearance. The egg in surface view appears very similar to a blastula of *Amphioxus*, each protruding part enclosing a nucleus, but no cells have as yet formed. A similar appearance has been described and figured for numerous insect eggs. There are never in this stage as many nuclei at the surface as later there are blastoderm cells. This increase in number occurs by the division of the nuclei within the Keimhautblastem and also later by a division of the blastoderm cells, the former method lasting but a short time and resulting in the nuclei being evenly distributed throughout the Keimhautblastem (Fig. 33).

The arrival of the cleavage nuclei at the periphery of the egg has been described very many times, it has been found that, among different insects, there is a great variation as to that part of the egg at which the nuclei first arrive. To give an idea of this variation we tabulate most of the results.

Nuclei arrive at all parts of egg's surface at the same time.	BLOCHMANN,	for *Diptera* (*Musca*).
	BOBRETZKY,	for *Lepidoptera* (*Porthesia*)
	HEYMONS,	for *Forficula*.
	NOACK,	for *Diptera* (*Calliphora*).
	VOELTZKOW,	for *Coleoptera* (*Melolontha*).
	WEISMANN,	for *Diptera* (*Chironomus*).
At the posterior end first.	GANIN,	for *Hymenoptera* (*Formica*).
	GRABER,	for *Diptera* (*Lucilia*).
	GRIMM,	for *Diptera* (*Chironomus*).
	HEIDER,	for *Coleoptera* (*Hydrophilus*).
	HEYMONS,	for *Orthoptera* (*Gryllus*).
	KOWALEVSKY,	for *Diptera* (*Musca*).
	WEISMANN,	for *Hymenoptera*.
At the anterior end first.	AYERS,	for *Orthoptera* (*Oecanthus*).
	BOBRETZKY,	for *Lepidoptera* (*Pieris*).
	BÜTSCHLI,	for *Hymenoptera* (*Apis*).
	CARRIÈRE and BÜRGER,	for *Hymenoptera* (*Chalicodoma*).
	DICKEL,	for *Hymenoptera* (*Apis*).
	GRASSI,	for *Hymenoptera* (*Apis*).
	KOWALEVSKY,	for *Hymenoptera* (*Apis*).
	WEISMANN,	for *Diptera* (*Musca*).
At the equator first.	KULAGIN,	for *Hymenoptera* (*Platygaster*).
	SCHWARTZE,	for *Lepidoptera* (*Lasiocampa*).
At the ventral surface first.	HEYMONS,	for *Orthoptera* (*Gryllotalpa*).
	MELNIKOW,	for *Coleoptera* (*Donacia*).
Appearing at surface in groups.	BRANDT,	for *Odonata* (*Callopteryx*).

In *Polistes* the cleavage nuclei reach the surface first at the anterior end, but just which part is not clear to us. They appear to arrive first near the equator, the blastoderm cells being first formed at the poles, especially at the anterior. GRASSI (19) and DICKEL (14) both observed that in *Apis* the blastoderm first forms at the anterior pole and from here extends to the posterior. In Fig. 7 we show a sagittal section of an egg shortly after the cleavage nuclei have reached the surface. The nuclei along the ventral and dorsal surfaces have entered the Keimhautblastem. At the two poles a slightly advanced stage is seen and this extends over the egg for a short distance, further on the ventral than on the dorsal surface. Near the posterior end, and also ventrally, a few nuclei are seen which have only begun to enter the Keimhautblastem. CARRIÈRE and BÜRGER (11) have shown that in *Chalicodoma* the same thing occurs, the entrance of the nuclei into the Keimhautblastem not being the same over the entire surface of the egg.

The blastoderm cells are formed by cell boundaries appearing which cut off the nuclei from each other, resulting in a continuous layer of cells over the egg. The basal boundary is the last formed, the cells being separated from each other before they are cut off from the yolk. In general, it can be said that the nuclei at the poles are separated before those on the rest of the surface. We have observed in eggs not yet showing a distinct layer of blastoderm cells, certain peculiarities in the Keimhautblastem between the nuclei. These are found equidistant between the nuclei; occupying a position corresponding to that at which a little later cell boundaries will occur. In this space between two nuclei rows of small vacuoles could be seen, these occupying a position corresponding to that at which the boundary will later appear and place the two nuclei in adjacent cells. These rows of vacuoles were always at right angles to the egg's surface (Fig. 34). Sometimes there were a number of small vacuoles; these might in other places be represented by one or two large ones; or both large and small would be found in the same row. Again is was noticed that there would be one or two elongated vacuoles, and through the center of each, a gathering of slightly darker granules than found in the surrounding Keimhautblastem. These central granules were connected with the edge of the vacuole by finer rows of granules (Fig. 35). Both the elongated vacuoles and the rows of granules extended entirely, or in part, between the yolk and the surface of the egg. Again we noticed

(Fig. 36) the appearance of a number of dark granules either separated, or much oftener appearing partially fused, and then taking the form of a plate, not straight, but of a wavy appearance. At either side of this traces of one or more vacuoles were seen giving the plate the appearance of having been enclosed in a vacuole, or vacuoles, which had nearly disappeared. Despite the fact that the boundaries between the blastoderm cells have been described as cutting in between the nuclei from the outside, and as appearing in a similar way in *Polistes*, we have here to do with the formation of boundaries, which, separating the nuclei from each other, give rise to at least some of the blastoderm cells. In what order the figures we give occur we could not say, it appearing to us probable that the vacuoles are first to appear, and they are followed by the granules and the cell boundaries. We call attention to the fact that the boundaries are in the Keimhautblastem most of them formed between resting nuclei, CARNOY (12) has figured the formation of cell boundaries between resting nuclei in a Hymenopteron, *Bombus*, noting rows of granules, very similar to what we find by *Polistes*, but without the appearance of the vacuoles which we have described.

The undulating outline of the egg has already been noted and explained by the withdrawal of the Keimhautblastem from the egg membranes at certain points. This appearance does not persist for any length of time, the outer margin becoming again even and a layer of nearly equal thickness is formed over the surface of the egg. Cell boundaries are formed between the nuclei in this layer, and the egg becomes covered by a single layer of cells, the blastoderm. These cells are at first very much alike, differing in a slight variation in size and shape. In reality such a stage is probably never present in *Polistes*, or, if present, has an exceedingly short duration. The reason for this is found in the fact that the cleavage nuclei reach the anterior surface before the posterior, and also that the blastoderm formation does not go on similarly over the entire surface of the egg.

Most of the earlier students of insect embryology, in fact until the last few years, described the division of the blastoderm cells as occurring amitotically; this has, however, been changed, mitosis having been observed in the blastoderm cells of a number of different insects. In *Polistes* a mitotic division is the only one found, different stages of which are easily seen and have been observed from the different parts of the egg's surface. We have figured a number of these dividing blastoderm cells, and would call attention to two points, namely, the entire absence of direct division and to the fact that the divisions do not occur in any particular direction relative to the surface of the egg. Petrunkewitsch (45) figures a portion of the blastoderm of the honey-bee, showing the nuclei dividing in different planes. Many observers have, however, recorded observations directly opposed to these, and held that the blastoderm cells do all divide in some one definite direction. Grimm (20) says that in the eggs of *Chironomus* the blastoderm cells divide »in der Richtung der Eiradien«. Tangential division of these cells has been recorded by Blochmann (2), Wheeler (60) and Heymons (26). Here and there in the blastoderm, bi-nucleate cells were observed, although never occurring abundantly. Bütschli (9) and Wheeler (60) have recorded a similar occurrence. To gain some idea of the direction in which blastoderm cells divide we selected an egg in an early blastoderm stage, one cut transversly, and, examining one-third of the sections, marked the direction of division in each dividing cell. In Fig. 43 we give the result, the longer lines representing each a longitudinal axis of a mitotic figure, the small transverse lines the position of the chromosomes, the long line above these the surface of the egg. It will be noticed that the equatorial plate stage occurs much oftener than any other.

We have now reached a stage in the development of the egg of *Polistes* in which the blastoderm cells have been formed as a single continuous layer over the surface of the egg. What changes next take place, while they may have, by a further division of the cells and an increase in their number, something to do in altering the blastoderm, yet really have more to do with the first arrangement of the cells in the formation of the germinal band.

The first arrangement of the blastoderm cells.

The various shapes and sizes assumed by the blastoderm cells on the different parts of the eggs surface have been noted by a great many observers, and to give all the variations in shape and size which each one has recorded, would require a citation from nearly all of the works noted in the bibliography as well as several which have been omitted. We can say in general that the blastoderm cells, after being formed, soon change their shape and their size, the surface of the egg becomes covered by a layer of cells showing inequalities in their form and in their mass. A final result is a difference between the blastoderm on part of the ventral surface where the cells become cylindrical, making the blastoderm thicker here than at any other place. Dorsally, the cells become flattened, extending over the sides of the egg and passing by a gradual transition into the ventral cylindrical cells. This thickening of the blastoderm along part of the ventral surface was known before eggs were sectioned. The dorsal cells may become so flat and narrow that they are with difficulty seen.

In the egg of *Polistes* a stage occurs in which the blastoderm cells covering most of the surface are of nearly the same shape and size. Fig. 44 is a transverse section of such an egg, cut in a region nearly equidistant from either end and showing all the blastoderm cells to be very similar in outline. An examination of the entire series of this egg gives us near the anterior pole a part of the egg covered with cells which are much more rounded. These shortly give place to others which are different, a section showing a variation in the shape of the cells surrounding it. At one side of the section the cells are cylindrical and opposite these we find them to be cuboidal; between these two groups the cells are more flattened. Passing further down the egg we soon come to sections in which these variations in the shape of the blastoderm cells give place to the much more regular appearance seen in the figure. Near the other end of the egg we find the cells again becoming somewhat rounded but not so marked as at the first end observed. We see in this stage, which we hold to be an early one in blastoderm formation, that the cells are not the same over the entire surface of the egg. At and near both poles they are different from the remaining surface of the egg, and even the two ends, while covered with cells which are somewhat similar, yet show a marked contrast.

The section we next figure (Fig. 45) is from an egg which we think is a later stage and which shows the blastoderm cells as having changed their shape over the entire surface of the egg. The cells are not so regular over any large area as we found them in the preceeding stage, their boundaries being no longer represented by straight, but by curved, lines. No section from this egg will show cells so nearly equal in size and shape as we found in Fig. 44. At one part of the egg, along upper part of drawing, a space is seen which is without any definite layer of blastoderm cells; nuclei are present at the surface but in a small area no cell boundaries were observed. To select with certainty stages which immediately follow each other is extremely difficult, and we can only give what it seems to us, after studying all our sections, is the correct sequence. Longitudinal sagittal sections would show which were the early and which the late stages of development, but when we add to these longitudinal sections, cut in other than a sagittal plane, and also transverse sections, the task of selection becomes difficult.

Following the two stages we have briefly described we find another change taking place which is best seen in a transverse section. Here (Fig. 46), we notice the first definite arrangement of the cells, in that, along one part of the section there is a grouping of a number of columnar cells. These are found only at one place. The cells covering the remainder of the section are flattened against the egg. This arrangement is not shown in a section near either end of the egg (Fig. 47), a longitudinal sagittal section of such an egg, shows that the cylindrical cells are grouped along one surface, beginning nearer one end than the other. We are now able to determine that the surface bearing the cylindrical cells is ventral, and that the end, nearest which they occur is anterior. This formation, part of the ventral surface of these cylindrical cells, we find persists. To follow this would lead to a study of the germinal band which is beyond the scope of this paper.

The yolk nuclei.

Regarding the origin and fate of the nuclei which are found within the egg after the blastoderm is formed there has been much dispute; at present no general statement can be made, if different insects are considered. Concerning the ultimate fate of these nuclei we here have nothing to say. Our observations have extended as yet but a short time after the blastoderm is formed, and, at this stage, the nuclei are still present within the egg, being easily seen in any of the pre-blastodermic stages we have described. We are, however, at present interested in the yolk nuclei during the stages we have herein recorded for *Polistes*, and will give their history only so far.

In regard to the origin of the yolk nuclei there are two distinct views advanced; one accounts for their origin from the dividing nuclei within the egg and follows in general what we have so far described as occurring in *Polistes*; the other derives the yolk nuclei from the cells of the blastoderm, holding that their origin is in the blastoderm, and that they wander back into the egg. Mention might also be made of a view between these two in which they are formed in part by each method; also of eggs like those of *Campodea* and *Platygaster* in which no nuclei are present within the yolk after the blastoderm is formed. Those who have held that part of the dividing nuclei remain within the egg, that is, the nuclei do not all go to the periphery to take part in blastoderm formation, are: Ayers (1), Blochmann (2), Bobretzky (3), Carrière and Bürger (11), Cholodkovsky (13), Dickel (14), Graber (18) for *Lina* etc., Heider (23), Heymons (26) for *Forficula*, Knower (28), Nussbaum (43), Schwartze (51), Tichomiroff (52), Uzel (56) for *Lepisma*, Voeltzkow (58), Wheeler (60) for *Doryphora*, and Witlaczil (62). Against this view and deriving the vitellophags from the blastoderm are: Bruce (6) for *Meloë*, Brues (7) (origin late and unknown, but no cleavage nuclei remain in egg), Graber (18a) for *Melolontha*, Heymons (26) for *Periplaneta* and *Gryllotalpa*, Patten (44), Uzel (56) for *Macrotoma*, Weismann (59), Wheeler (60) for *Periplaneta*, and Will (61). It does not necessarily follow that the authors here cited believe but one way of vitellophag derivation is present among insects. Contrary to this, some have worked with more than one insect and found this origin different in the insects studied. As an example we would call attention to Uzel's (56) paper in which the eggs of *Campodea* are found to be without yolk nuclei, *Lepisma* retains part of the nuclei within the center of the egg, and in *Macrotoma* all the nuclei go to the surface, the yolk nuclei then arise from the blastoderm cells. There are also views deriving the yolk nuclei from peculiar thickenings in the Keimhautblastem; also earlier ones not here given. We hold that in *Polistes* the yolk nuclei are derived from the dividing nuclei within the egg and not from the blastoderm.

We have already called attention to the similarity of the cleavage and the yolk nuclei, holding that while resting and dividing the two are similar except in their position in the egg, and also a slight one in size. We have described these nuclei both resting and dividing, and have nothing more to say concerning the yolk nuclei previous to the stage in which the cleavage nuclei have reached the Keimhautblastem. Coming to this stage we find that the nuclei which remain within the egg and take no active part in blastoderm formation change in their method of dividing, not in any one stage or in an abrupt manner.

In Fig. 7 we have shown an egg of *Polistes* in which the cleavage nuclei have entered the Keimhautblastem and the blastoderm is soon to be formed. From an examination of the sections of this egg we find the yolk nuclei evenly distributed throughout it, and the masses of cytoplasm containing as yet each but a single nucleus. A number of these nuclei are seen in mitosis, similar to that we have already described, and no changes are noticed in their structure which would separate the two kinds of nuclei from each other. One decided change is, however, found, and that is the presence, in the yolk, of nuclei which are dividing amitotically. This has not as yet been recorded by us in any of the earlier stages, and we get here two methods of nuclear division occurring among the yolk nuclei in the same egg, the mitotic predominating; the amitotic was found only a few times in all the sections of the egg.

Passing to a somewhat later stage, one in which the blastoderm cells are nearly all formed, we find that the yolk nuclei have not as yet formed multinucleate masses and many regular mitotic figures are still seen. This formation of multinucleate masses or »nests« has been noted by diffenent observers, CARRIÈRE and BÜRGER (11), HEIDER (23), SCHWARTZE (51) and others. These, in the early phases of mitosis, appear similar to those we have described, but we note that often when division is completed, the resultant nuclei and their membranes formed, the two nuclei are still joined by the connecting fibres. The fibres have already been described as very pronounced, but we here find what we have previously not observed, a persistence of the fibres after completed division. Another egg having the appearance of being in nearly the same stage of development, having, however, the cells at the ends of the egg formed and partly rounded, failed to show any yolk nuclei in mitosis, but they had begin to form multinucleate masses. Amitotic division was seen in this egg. The relative stage of development of these two eggs is hard to determine, one having been cut longitudinally the other transversely.

A study of the later stages in the development of *Polistes* shows a complete absence of mitosis in yolk nuclei, although this form of division can often be seen in the blastoderm cells. Direct division is also rare, appearing to be scarce in any of the late stages, and disappearing when the blastoderm cells have become arranged to show the earliest suggestion of a germinal band. When the blastoderm cells are formed, and even just before this, the yolk nuclei begin to arrange themselves into multinucleate bodies so that each mass of cytoplasm will contain from two, to six or eight, nuclei.

We do not hold that these multinucleate masses are formed by division of the nuclei alone, but that more active in their formation appears to be a joining of uninucleated masses we have earlier described. The number of the multinucleate masses is much less than were the single nuclei present just before blastoderm formation. We find, also, that the outline of each multinucleate mass is much more regular and clearly defined than in the yolk nuclei. Finally we find that the nuclei of the two groups, cleavage and yolk nuclei, have each an entirely different fate. The first, after forming the blastoderm cells, continue to divide mitotically and take part actively in the development of the insect. The yolk nuclei apparently reach a stage in which active division ceases, but before this takes place true mitotic division is lost or greatly changed. As already mentioned, true mitosis does not cease all at once and amitosis take its place, but both kinds of division may be present in the same egg. Amitosis was found but rarely, no egg being observed which contained many yolk nuclei so dividing. In the last stages of development which were here described, we found, fairly abundantly, nuclei which showed a completed division quite different from what we earlier described. Whether these were the result of a direct or an indirect division we cannot say; the presence of more darkly stained strands between the nuclei might point to a mitotic division, but the fact that these figures were never found in pre-blastodermic stages would point, we think, to their being the result of amitotic division. Another view, which we hold as most likely, is that the method of mitosis has changed and these figures (Figs. 56, 57, 58, 59 and 60) are the result of a very greatly changed mitosis resulting in the separation of the daughter nuclei, but in a method which, probably, differs somewhat from what we have hitherto recorded.

The nuclei which were amitotic in their division at first elongate (Figs. 50 and 51), their outline later resembling that of a figure 8 (Fig. 52). The chromatin granules are larger than in those nuclei seen in earlier stages, but become finally arranged so that the resultant nuclei will each contain approximately one-half of the chromatin. We find here, what has often before been noted, the fact that these nuclei are somewhat larger than normal.

The statement of Schwartze (51) that the yolk nuclei, when they become such, degenerate, would appear to us to be, in part at least, incorrect. In the early stages of cleavage, after the two groups of nuclei have become separated from each other, the inner group we think can rightly be called yolk nuclei, although the blastoderm has not as yet been formed. These nuclei remain within the yolk, never actively taking part in the formation of the blastoderm. Previous to the beginning of blastoderm formation they do not, as we have shown, differ from the cleavage nuclei, and it would be hard to find at this stage anything in them which could be looked upon as degeneration. If the term yolk nucleus is restricted to those nuclei which remain within the egg after the blastoderm is formed then degeneration may at once occur in the yolk nuclei, but we see no good reason for this late separation of the two kinds of nuclei from each other. If, on the contrary, we call yolk nuclei those which, long before the blastoderm is formed, become separated by their position from the cleavage nuclei, we cannot say that degeneration does at once occur, for these we have shown are not as yet in any sense degenerate.

Methods.

Many different methods were used in hardening and staining our specimens, but it would be of apparently little use to call attention to them all, and we give but a few methods which were used more successfully than most of the others. Eggs were killed in hot water, and in a few seconds an equal amount of a saturated aqueous solution of sublimate was added. The eggs were allowed to remain here for twenty to forty minutes, were washed and placed in 70% alcohol. Another method was to heat a saturated aqueous solution of sublimate to near the boiling point and then add to this an equal amount of alcohol. This was then poured directly over the eggs and allowed to stand for ten to twenty minutes. The two methods of staining which we used oftenest were iron-haematoxylin, generally followed by Bordeaux red, and the safranin-methylen-violet, orange G, triple stain.

Zoological Laboratory, University of Wisconsin,
Madison, December 1904.

Bibliography.

1. H. Ayers, On the development of Oecanthus niveus and its parasite, Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. 1884.
2. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morpholog. Jahrb. Bd. XII. 1887.
3. N. Bobretzky, Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.
4. A. Brandt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mem. L. Acad. Imp. des Sciences. St. Pétersbourg. Tome XIII. 1869.
5. —— Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
6. A. T. Bruce, Embryology of Insects and Arachnids. Baltimore 1885.
7. C. T. Brues, A Contribution to our knowledge of the Stylopidae. Zool. Jahrb. Bd. XVIII. 1903.
8. Burmeister, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ephemeren. Zeitung für Zoologie. 1848.
9. O. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.
10. J. Carrière, Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
11. Carrière u. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nova Acta Abh. d. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LXIX. 1897.
12. J. B. Carnoy, La Cytodierese chez les Arthropodes. La Cellule. I. 1883.
13. N. Cholodkowsky, Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Tome XXXVIII. 1891.
14. O. Dickel, Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVII. 1904.

14a. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

15. M. Ganin, Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
16. —— Über die Embryonalhülle der Hymenopteren und Lepidopteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg. XIV. 1869.
17. —— Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.

18a. A. Graber, Über die primäre Segmentierung des Keimstreifens der Insekten. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.

18. —— Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVI. 1899.
19. B. Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti dell' Accademia Gioenia di Sc. Nat. Tomo XVIII. 1885.

20. O. v. Grimm, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Tome XV. 1870.

21. O. v. Grimm, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Sér. VII. Tome XVII. 1872.

22. K. Heider, Über die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus. Abh. K. Akad. Wiss. Berlin. 1885.

23. —— Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

24. H. Henking, Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.

25. —— Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Ibid. Bd. LIV. 1892.

26. R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

26a. R. W. Hoffmann, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Diese Zeitschrift. Bd. LXIII. 1898.

27. T. H. Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphis. Trans. Linn. Soc. Vol. XXII. 1857.

28. H. Mc. E. Knower, The Embryology of a Termite. Journ. Morph. Vol. XVI. 1900.

29. A. Kölliker, Observationes de prima insectorum genesi etc. Turici 1842.

30. A. Korotneff, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

31. A. Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Tome XVI. 1871.

32. —— Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1887.

33. N. Kulagin, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte in Platygaster. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.

34. C. Kupffer, Über das Faltenblatt an den Embryonen der Gattung Chironomus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. 1866.

35. A. Lecaillon, Contribution à l'étude des premiers phénomènes du developpement embryonnaire chez les Insectes, particulièrement chez les coleoptères. Arch. d'Anat. Micr. Tome I. 1897.

36. —— Recherches sur le developpement embryonnaire de quelques Chrysomelides. Ibid. Tome XI. 1898.

37. R. Leuckart, Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle. Bd, IV. 1858.

38. F. Leydig, Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.

39. E. Mecznikow, Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

40. N. Melnikow, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Archiv für Naturg. XXXV. 1869.

41. E. Metschnikow, Embryologische Studien an Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

42. W. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 1901.

43. J. Nusbaum, Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.

44. Wm. Patten, Development of Phryganids with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

45. A. Petrunkewitsch, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Bd. XIV. 1901.

46. G. Platner, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.

47. H. Rathke, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Herausgegeben von Hagen. Stett. entom. Zeitung. Bd. XXII. 1861.

48. C. Robin, Mémoire sur les globules polaires de l'ovule et sur le mode de leur production. Compt. Rend. des l'Acad. d. Sc. Paris. Tome LIV. 1862.

49. —— Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés. Ibid. Tome LIV. 1882.

50. W. Schleicher, Die Knorpelzelltheilung. Ein Beitrag zur Lehre der Theilung von Gewebezellen. Arch. für mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

51. E. Schwartze, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

52. A. Tichomiroff, Über die Entwicklung der Calandra granaria. Biol. Centralblatt. Bd. X. 1890.

53. —— Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Leuckarts Festschr. 1892.

54. O. S. Tichomirowa, Zur Embryologie von Chrysopa. Biol. Centralblatt. Bd. X. 1890.

55. H. Tschuproff, Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1903.

56. H. Uzel, Studien über die Entwicklung der Apterygoten. Königgrätz.

57. A. Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

58. —— Melolontha vulgaris, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei der Insekten. Ibid. Bd. IX. 1889.

59. A. Weismann, Die Entwicklung des Dipteren im Ei. Diese Zeitschr. Bd. XIII. 1865.

60. W. M. Wheeler, The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. Vol. III. 1889.

61. L. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Bd. III. 1888.

62. E. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

63. G. Zaddach, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. I. Die Entwicklung des Phryganideneies. Berlin 1854.

64. Ziegler u. vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Explanation of Plates X and XI.

All figures drawn with a camera-lucida.

Fig. 1. Sagittal section through a young egg showing a few nuclei near the anterior pole. Vergr. 62.

In this and the five following figures, the resting nuclei are drawn with a circle, the dividing nuclei with a cross.

Fig. 2. A later stage. Vergr. 62.

Fig. 3. A still later stage, the zone of cleavage nuclei is beginning to show plainly. Vergr. 62.

Fig. 4. Sagittal section through an egg after the cleavage nuclei have wandered well towards the posterior pole. Vergr. 62.

Fig. 5. Tansverse section through an egg at a little later stage. The nuclei are all resting, and, in the drawing, have been combined from two neighboring sections. Vergr. 62.

Fig. 6. Longitudinal section through an older egg; the difference in position between the cleavage and the yolk nuclei is very marked. Vergr. 62.

Fig. 7. Longitudinal section of an egg in which the cleavage nuclei have entered the Keimhautblastem. It will be noticed that at the poles the undulating outline has appeared. Below and to the right will be noticed a place where the nuclei have not entirely entered into the Keimhautblastem. Vergr. 62.

Fig. 8. Resting nucleus, from an egg about as far developed as Fig. 2. Centrosome and archoplasm are seen. Vergr. 800.

Fig. 9. Resting yolk nucleus, from an egg in which the cleavage nuclei have just entered the Keimhautblastem. Archoplasm with astral fibres. Vergr. 800.

Fig. 10. Resting yolk nucleus, from an egg in which the cleavage nuclei have entered the Keimhautblastem, but blastoderm cells not yet formed. Vergr. 800.

Fig. 11. Showing connections between the cytoplasmic masses surrounding the nuclei; one binucleate. Vergr. 800.

Fig. 12. Showing connections of three such masses. Vergr. 500.

Fig. 13. Dividing nucleus, from an egg at a stage between Figs. 1 and 2. Vergr. 800.

Fig. 14. Slightly later stage in division of a yolk nucleus. From an egg in about the same stage as Fig. 7. Vergr. 800.

Fig. 15. Dividing nucleus, from same egg as Fig. 13. Vergr. 800.

Figs. 16, 17, 18 and 19. Dividing yolk nuclei, from an egg in which the cleavage nuclei have all reached the Keimhautblastem. Figs. 17 and 19 show peculiar thickenings on connecting fibres. Vergr. 800.

Figs. 20 and 21. Dividing yolk nuclei, from an egg slightly younger than preceding. Both show the peculiar bodies surrounded by the connecting fibres. Vergr. 800.

Fig. 22. Dividing nucleus, from a late pre-blastodermic stage. Vergr. 800.

Fig. 23. Dividing nucleus, the earliest stage in which the peculiar large bodies seen in Figs. 20 and 21 were noticed. Here they are outside of the connecting fibres. Vergr. 800.

Fig. 24 and 25. Nuclei showing division nearly completed. From a late pre-blastodermic stage. Vergr. 800.

Fig. 26. Cleavage nucleus near the Keimhautblastem, which is to the right. The line to the right of this and following figures represents the egg membranes. Vergr. 800.

Fig. 27. Three cleavage nuclei which, with their surrounding cytoplasm, have entered the Keimhautblastem. Vergr. 800.

Figs. 28. 29 and 30. Later stages of the same showing the cytoplasm of the cleavage nuclei still separate from Keimhautblastem. Vergr. 800.

Fig. 31. Two cleavage nuclei in the Keimhautblastem, between them, has begun to recede from the egg membranes. Vergr. 800.

Fig. 32. The same at a slightly later stage. Vergr. 800.

Fig. 33. Two cleavage nuclei dividing within the Keimhautblastem, before the boundaries have formed cutting off the blastoderm cells. Vergr. 800.

Fig. 34. Three nuclei in the Keimhautblastem showing rows of vacuoles between them which may be stages in formation of the boundaries separating the nuclei each into a blastoderm cell. Vergr. 800.

Fig. 35. A single nucleus in the Keimhautblastem, showing a large vacuole at either side within each of which is seen the row of granules in the form of an irregular line. Vergr. 800.

Fig. 36. Similar to preceding, but the granules are darker and the vacuoles can, with difficulty, be seen as clear spaces at either side. Vergr. 800.

Fig. 37. Two blastoderm cells from an egg similar to Fig. 46. Vergr. 800.

Fig. 38 and 39. Dividing blastoderm cells. The straight line in this and the three following figures represents the surface of the egg. Vergr. 1050.

Figs. 40, 41 and 42. Dividing blastoderm cells. Vergr. 800.

Fig. 43. Diagram showing plane of nuclear division in blastoderm cells. The long straight line represents the surface of the egg; near this, the other lines show axis of mitosis in cells, the short cross markings the position of the chromosomes in each division. Combined from sections through one-third of an egg.

Fig. 44. Transverse section through middle of egg showing shape of blastoderm cells shortly after their formation. Vergr. 110.

Fig. 45. Transverse section through slightly older egg. Vergr. 110.

Fig. 46. Transverse section of an egg in which the cells on the upper (dorsal) surface have begun to flatten. Vergr. 110.

Fig. 47. Sagittal section through an egg which shows difference in the blastoderm between ventral (to the left) and dorsal (to the right) surfaces; also between the anterior (upper) and posterior (lower) poles. To the right the cylindrical cells are shown which have begun to form the germinal band. Vergr. 62.

Fig. 48. Enlarged view of seven blastoderm cells taken from space — *a* — in preceding figure. Vergr. 800.

Fig. 49. Two blastoderm cells taken from space — *b* — in figure 48. Here in each nucleus a nucleole is distinctly seen. Vergr. 800.

Fig. 50. Amitotically dividing yolk nucleus, from an egg very similar to Fig. 44. Vergr. 800.

Figs. 51, 52 and 53. Three such nuclei, from an egg slightly older than preceding. Vergr. 800.

Fig. 54. Yolk nucleus having completed amitotic division. From an egg a little older than Fig. 46. Vergr. 800.

Fig. 55. Division completed. From same egg as Fig. 50. Vergr. 800.

Fig. 56, 57 and 58. Yolk nuclei which have divided and show the remaining strands (connecting fibres?) and the darkened cytoplasm between the nuclei. From an egg slightly older than Fig. 44. Vergr. 800.

Fig. 59. Similar nucleus from an egg in which only three true mitotic figures could be found within the yolk. Vergr. 800.

Fig. 60. Similar nucleus from an egg nearly the same age as Fig. 45. Vergr. 800.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtzigster Band

Zweites Heft

Mit 7 Tafeln und einer Figur im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1905

Ausgegeben den 3. November 1905

Inhalt

Seite

Josef Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. II. Teil. (Mit Taf. XII—XIV.) 155

Albert Basse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden. (Mit Taf. XV, XVI u. einer Fig. im Text.) 259

Stan. Hlava, Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. Über die Anatomie von *Conochiloides natans* (Seligo). (Mit Taf. XVII u. XVIII.) . . . 282

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Repetitorium der Zoologie

Ein Leitfaden für Studierende

von

Prof. Dr. Karl Eckstein
Privatdocent und Assistent am Zoologischen Institut der Forst-Akademie Eberswalde

Zweite umgearbeitete Auflage

Mit 281 Figuren im Text

gr. 8. geh. ℳ 8.—; geb. (in Leinen) ℳ 9.—

Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz.

II. Teil.

Von

Josef Schaffer (Wien).

Mit Tafel XII—XIV.

2. Das Knorpelgewebe und das knorpelähnliche, blasige Stützgewebe von Myxine glutinosa, nebst Bemerkungen zur Morphologie des Schädelskelettes dieses Tieres und einem Nachtrage über das harte Knorpelgewebe der Petromyzonten.

Unsre Kenntnisse über die Skelettgewebe von *Myxine* sind noch sehr dürftige. So viel ich aus der mir zugänglichen Literatur ersehen konnte, liegen genauere histologische Untersuchungen über diesen Punkt — mit Ausnahme der seither erschienenen Mitteilungen von STUDNIČKA — überhaupt nicht vor.

J. MÜLLER[1] unterschied im Skelett der Myxinoiden »Knochen von sehr festem Gefüge und gelber Farbe« und »weichere, graue Knorpel«, die er auch als »zellige« bezeichnete.

VALENCIENNES[2, 3] hat bereits erkannt, daß der gelbe Knorpel der *Myxine* eine höhere Entwicklungsstufe zeigt, als der von *Petromyzon*. Er bildet je einen Schnitt durch den Rand (3, Taf. XXIV, Fig. 3) und die Mitte (Fig. 4) »des Unterkiefers« von *Myxine* ab und bemerkt dazu, daß die »Zellen« am Rande nicht polygonal, sondern mehr rautenförmig oval sind, während die Mitte überhaupt keine Zellgrenzen mehr erkennen läßt.

---

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1834. S. 113 u. 133.

[2] Recherches sur la structure et la nature du tissu élémentaire des cartilages. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. XIX. 1844.

[3] Recherches sur la structure et la nature du tissu élémentaire des cartilages des poissons et des mollusques. Arch. du Muséum. T. V. 1851. p. 505—528.

Etwas genauer, als J. Müller, sonderte W. K. Parker[1] die skelettbildenden Gewebe, ohne jedoch auf ihren feineren Bau näher einzugehen, in: 1) festen, grünlichen Knorpel, der nur bei diesen Fischen und bei *Petromyzon* vorkommt und als besondere Ablagerung in der weicheren Art auftreten soll, 2) weichen Knorpel, der farblos ist, wenig Zwischensubstanz besitzt und an manchen Stellen unmerklich, an andern plötzlich in den harten Knorpel übergeht, 3) ein elastisches, schwammiges Gewebe, erfüllt von großen Blasen, ein wenig dichter als das Gewebe der Chorda, und 4) ein weißes fibröses Gewebe, oft außerordentlich fest und derb, das Parker als Faserknorpel (fibro-cartilage) bezeichnet.

Kölliker[2] führt die gelben Knorpel von *Myxine* mit denen von *Petromyzon* als Beispiele für einen Knorpel an, in dem die Zwischensubstanz einzig und allein von den Knorpelkapseln aufgebaut wird.

Burne[3] schildert die von ihm beschriebenen Knorpel an den Kiemenausführungsgängen als »schwach und weich mit spärlicher Kittsubstanz zwischen den Zellen« und er stellt dieselben dem Kiemenknorpel oder dem parachordalen Knorpel von *Petromyzon* gleich.

Studnička[4] hat sich in seinen, nach Abschluß meiner Untersuchungen erschienenen Mitteilungen auch eingehender, als die bisherigen Autoren mit dem Knorpel- und Stützgewebe von *Myxine* beschäftigt. Die Anschauungen, zu denen er gekommen ist, weichen teilweise von den meinigen ab, wie ich bereits hervorgehoben habe[5]; ich habe daher — mit Ausnahme der später zu besprechenden Kapselfrage — keine Veranlassung, an den folgenden Mitteilungen wesentliche Änderungen vorzunehmen. Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung Studničkas seien jedoch hier kurz zusammengefaßt vorangestellt.

Wie ich bei *Ammocoetes*, so findet Studnička auch bei *Myxine* zwei, durch ihr mikrochemisches Verhalten ziemlich deutlich voneinander abgegrenzte Arten von Knorpelgewebe: einen mit Hämalaun, Hämatoxylin-Tonerde usw. sich intensiv färbenden, den er als »Parenchymknorpel« bezeichnet, und einen »gelben« Knorpel, der sich diesen Farbstoffen gegenüber ablehnend verhält und der gewöhnlich den Typus des Hyalinknorpels besitzt. Der blau sich färbende Knorpel zeigt nicht so rein den Typus des »Parenchymknorpels«, wie bei *Petromyzon*, indem die Grenzen der Kapseln nicht immer sichtbar sind, sondern öfter zu einem einheitlichen Septum verschmelzen. Auch geht dieser Knorpel oft in den »gelben« über; an einzelnen Stellen grenzt er direkt an die Füllgewebe des Körpers.

---

[1] On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Philosoph. Trans. 1883. p. 375.

[2] Gewebelehre. 6. Aufl. I. Bd. 1889. S. 113.

[3] On the presence of a branchial basket in *Myxine glutinosa*. Proceed. Zool. Soc. London 1902. p. 708.

[4] Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 606.

[5] Arch. mikr. Anat. Bd. L. S. 170.

Im »gelben« Knorpel kann man von Knorpelkapseln gewöhnlich nichts wahrnehmen — seither hat sie auch STUDNIČKA »an stärker gefärbten« Präparaten gesehen[1]. Daneben beschreibt er jetzt auch eine innerste, blau sich färbende Knorpelkapsel, die er in seiner ersten Mitteilung[2] irrtümlich mit der rot färbbaren inneren Zone der Knorpelkapsel, welche ich auf Grund ihres besonderen, mikrochemischen Verhaltens allein als »Knorpelkapsel« aufgefaßt hatte, identifiziert hat. Dieselbe soll hier fast überall deutlich zu sehen und viel stärker als bei *Petromyzon* sein. Was die topographische Anordnung der beiden Knorpelarten anlangt, so verweist STUDNIČKA auf die Bilder von PARKER.

Außer diesen beiden Knorpelarten findet sich bei *Myxine* noch ein »Vorknorpel«, der einen ziemlich selbständigen Gewebetypus bildet, dem jedoch sowohl die morphologischen wie mikrochemischen Eigenschaften eines Knorpels vollkommen fehlen[3]. Er besteht aus einem »Perichondrium«, von dem senkrecht Fasern und dünne Platten in das Innere ziehen, zwischen denen große Zellen liegen. Diese Zellen bilden, »da sie immer eine festere Membran haben«, ein wirkliches Parenchymgewebe. Die Septen zwischen diesen Zellen scheinen STUDNIČKA nur von einer einfachen Wand gebildet. Endlich findet sich bei *Myxine* im Kopfe weitverbreitet, besonders um die Basis der Tentakelknorpel ein lockeres Bindegewebe, das aus weit auseinander liegenden, verästelten, nackten Zellen mit feinen, fadenförmigen Ausläufern besteht, zwischen denen feine Bindegewebsfasern in verschiedenen Richtungen verlaufen. Dieses Gewebe stößt oft direkt an »blauen« Knorpel und seine Zellen können direkt verknorpeln. Vielfach gehen am Rande des *Myxine*-Knorpels faserige Gebilde in die Grundsubstanz desselben über.

Zu dieser Darstellung STUDNIČKAS habe ich in der angeführten Mitteilung Stellung genommen, ohne selbst weiter auf den Gegenstand einzugehen.

Die in neuester Zeit erschienene Abhandlung von NEUMAYER[4] über das Kopfskelett von *Myxine glutinosa* ist rein morphologischer Natur und geht auf den feineren Bau der Skelettstücke nicht ein. Dagegen bemerken AYERS und JACKSON[5] bei Besprechung des dritten Abschnittes der »Basalplatte«, d. i. des Zungenbeinkieles von JOH. MÜLLER, daß derselbe (bei *Bdellostoma*) offenbar nicht ein echter Knorpel ist, sondern aus einer knorpelartigen Modifikation der Sehne des Musculus constrictor besteht. Er erscheint weiß an Formalinpräparaten und sticht so deutlich von den vorderen rötlichen Knorpelstücken ab. Histologisch besteht er aus einem sehr eigentümlichen Gewebe, welches viel eher an das der Chorda erinnert, als an das Knorpelgewebe des übrigen Skelettes.

---

[1] Die Knorpelkapseln usw. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898. S. 287.

[2] l. c. S. 616

[3] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 638.

[4] Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von *Petromyzon Planeri* und *Myxine glutinosa*. Münchner med. Abhandl. VII. R. 7. H. 1898.

[5] Morphology of the Myxinoidei. I. Skeleton and musculature. Journ. of Morphol. Vol. XVII. 1900.

Im folgenden gebe ich nun meine eignen Untersuchungen wieder, wie ich sie bereits vor dem Erscheinen der besprochenen Arbeit Studničkas niedergeschrieben und im Laufe der Jahre ergänzt habe[1]. Dieser lange Zeitraum, während welches ich genötigt war, meine Untersuchungen wiederholt zu unterbrechen und neu aufzunehmen, hat vielleicht eine gewisse Ungleichmäßigkeit in der Darstellung, sicher aber in den Abbildungen zur Folge gehabt, für die ich um Nachsicht bitten muß.

Untersucht man das Schädel- und Kiemenskelett von *Myxine* in ähnlicher Weise, wie ich dies bei *Ammocoetes* und *Petromyzon* getan habe, so findet man auch hier im wesentlichen drei verschiedene Arten von knorpeligem Stützgewebe, deren histologische und mikrochemische Verschiedenheit ähnlich, wie bei *Ammocoetes* in einer gewissen Beziehung zur Funktion der betreffenden Gewebe zu stehen scheint. Jedoch sind die Verhältnisse lange nicht so durchsichtig und einfach wie bei *Ammocoetes*. Wir kennen bis heute die Jugendstadien von *Myxine* nicht, sind daher auch nicht imstande die Entwicklung des Skelettes zu verfolgen, wie bei *Petromyzon*. Wohl aber können wir aus den histologischen Verhältnissen des fertigen *Myxine*-Skelettes einige bestimmte Rückschlüsse auf das Verhalten und die Bildung des Skelettes bei der unbekannten Jugendform machen, und da glaube ich vor allem behaupten zu können, daß das Skelett von *Myxine* aus einer ungleich größeren Anzahl getrennter Anlagen hervorgeht, als das von *Petromyzon*, und daß im Skelett der *Myxine*, im Gegensatz zu dem von *Petromyzon*, ein larvales Skelett nicht eingeschlossen ist.

Nicht unwahrscheinlich scheint mir endlich nach den histologischen Befunden, daß auch *Myxine* einst ein Kiemenskelett, ähnlich wie *Petromyzon* besessen hat, als dessen Überreste ich die Knorpelgerten des Gaumen-Schlundrahmens, sowie gewisse rudimentäre

---

[1] Das Material zu diesen Untersuchungen verdanke ich größtenteils der besonderen Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Gustav Retzius, dem ich auch hier meinen herzlichen Dank dafür aussprechen möchte. Für einige kleinere Exemplare von *Myxine* bin ich Herrn Prof. H. Braus zu besonderem Danke verpflichtet.

Knorpelstückchen im Bereiche der jetzigen Kiemensäcke betrachten möchte. Jedenfalls zeigt das Skelett von *Myxine* viel bedeutendere Rückbildungen, als das der Petromyzonten. Eine nähere Einsicht in die Art dieser Rückbildungen können wir nur von der Kenntnis der Ontogenese und genauen Beobachtungen über die Lebensweise des Tieres erwarten, zwei Punkte, die bis jetzt noch in Dunkelheit gehüllt sind.

Seit ich diese Bemerkungen, die nur auf Grund des histologischen Vergleiches zwischen dem Skelette von *Petromyzon* und *Myxine* gemacht wurden, niedergeschrieben habe, ist die hochinteressante Mitteilung von G. C. PRICE, »Zur Ontogenie eines Myxinoiden (*Bdellostoma Stouti*, LOCKINGTON)« (Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XXVI. 1896. S. 69) erschienen. Dieser glückliche Fund dürfte viel zur Aufklärung der oben angeregten Fragen beitragen. Nach den Angaben von PRICE dürfen wir jetzt schon eine Rückbildung von Kiemensäcken in der jetzigen Region des Schlundrahmens bei *Myxine* annehmen, wodurch meine Vermutung über die ursprüngliche Bedeutung desselben eine Stütze erhalten würde. Weiters wird der, aus dem Mangel eines larvalen Skelettes zu ziehende Schluß, daß *Myxine* kein *Ammocoetes*-ähnliches Larvenstadium durchmacht, wie dies BEARD[1] aus Beobachtungen über den Zahnwechsel der Tiere schließen zu müssen glaubte, von PRICE ebenfalls, aber aus Gründen ontogenetischer Natur aufgestellt. An diese ersten Beobachtungen über die Ontogenese eines Myxinoiden schlossen sich seither eine Reihe andrer Mitteilungen an, unter denen die von B. DEAN[2] und C. v. KUPFFER[3] am bedeutungsvollsten sind. Die Befunde DEANS, ein Kiemenskelett betreffend, scheinen allerdings gegen meine oben ausgesprochene Vermutung zu sprechen, daß der Gaumenschlundrahmen als Rest desselben aufzufassen sei. DEAN fand vielmehr bei Embryonen von *Bdellostoma* zu keiner Zeit Bildungen, die unmittelbar mit Visceralbogen vergleichbar wären. »Die verschiedenen Skelettelemente, welche bei älteren Embryonen in der hinteren Kopfregion auftreten, sind wahrscheinlich Neubildungen, die in besonderer Beziehung zu den Muskeln der Tentakel und der Zunge stehen. Diese Elemente erscheinen sicher erst dann, wenn die Kiemenspalten aus ihrer Nachbarschaft vollkommen verschwunden sind.« Allerdings blieben dann noch die Knorpelstückchen in der Kiemenregion des erwachsenen Tieres, jene, die gemeinsamen Kiemenausführungsgänge nahe ihrer Mündung halbrinnenförmig umgreifenden Knorpel, welche bereits BURNE[4] genauer beschrieben und als unzweifelhafte Reste eines aufs Minimum reduzierten Kiemenkorbes gedeutet hat. Weiters der bereits J. MÜLLER bei *Bdellostoma* bekannte, von BURNE auch für *Myxine* beschriebene Knorpel in der Wand des Ductus oesophago-cutaneus; ich konnte bei letzterer auch an der rechten

---

[1] Notes on Lampreys and Hags (*Myxine*). Anat. Anz. Bd. VIII. 1893. S. 59.

[2] On the embryology of *Bdellostoma stouti*. Festschr. f. C. v. KUPFFER. Jena 1899. S. 221.

[3] Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 4. H. Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*. München u. Leipzig 1900.

[4] l. c. S. 706.

Seite des Oesophagus ein symmetrisch gelegenes Knorpelrudiment nachweisen. Endlich die von Ayers und Jackson[1] bei *Bdellostoma* beschriebenen Knorpelreste in den Wänden der äußeren Kiemengänge, welche die Autoren als Homologa des Kiemenkorbes der Petromyzonten auffassen. Ayers und Jackson halten übrigens, auch auf Grund der Angaben von Price, das Schlundriemenwerk ebenfalls für das Skelett einer Reihe umgewandelter Kiemenbogen.

Zweifellos geht aus Deans Untersuchungen auch hervor, daß ein *Ammocoetes*-ähnliches Larvenstadium bei den Myxinoiden nicht vorhanden ist.

A. Das harte oder gelbe Knorpelgewebe.

Wie die Schädelknorpel von *Ammocoetes* wird bei *Myxine* das unbewegliche Stützgerüst des Schädels von einem festen, starren, und relativ an Grundsubstanz reichen Knorpelgewebe gebildet, das J. Müller als »Knochen von sehr festem Gefüge und gelber Farbe« bezeichnet hat[2].

Diese gelbe Färbung haftet, wie man sich an Durchschnitten überzeugen kann, nur an einer oberflächlichen Rindenzone und dürfte, wie ich dies für die Petromyzonten gezeigt habe[3], von einer postmortalen Imbibition mit Blutfarbstoff herrühren, daher am frischen Knorpel fehlen.

Färberisch zeigt dieses harte Knorpelgewebe, ähnlich wie die Schädelknorpel von *Ammocoetes* und *Petromyzon*, eine, besonders im Vergleich mit dem weichen Knorpelgewebe sehr ausgesprochene Oxyphilie, und färbt sich bei der gewöhnlichen Doppelfärbung mit Hämalaun-Eosin lebhaft mit Eosin. Allerdings reicht diese Doppelfärbung in der Weise, wie sie gewöhnlich ausgeführt wird — Vorfärbung mit Hämalaun, starke Überfärbung mit Eosin und Entziehen des Überschusses mit 95%igem Alkohol — nicht aus, um über die Farbenaffinität der einzelnen Teile der Intercellularsubstanz Aufschluß zu geben.

Bei vorsichtig angestellten Färbeversuchen an uneingebetteten Schnitten des einfach in Alkohol erhärteten Knorpels zeigt derselbe ein Verhalten, welches mit meiner bisher vom harten Schädelknorpel der Petromyzonten gegebenen Schilderung nicht übereinstimmt.

Ich muß hier aber sogleich bemerken, daß eine erneute Untersuchung dieses Objektes mittels empfindlicher Methoden die prinzipielle Übereinstimmung im färberischen Verhalten zwischen hartem

---

[1] Morphology of the Myxinoidei. Bull. of the University of Cincinnati. S. II. Vol. I. Dec. 1900 und l. c.

[2] l. c. S. 105.

[3] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 619.

Schädelknorpel der Neunaugen und dem von *Myxine* ergeben hat, worauf ich noch zurückkomme. Immerhin bleiben im einzelnen, besonders aber im feineren morphologischen Aufbau bedeutende Unterschiede gegenüber dem harten Knorpel der Petromyzonten bestehen, so daß die Zusammenstellung des harten Knorpelgewebes beider Tiergruppen als Typus eines Knorpels »ohne Grundsubstanz« kaum gerechtfertigt erscheint.

Leicht erkenntlich tritt die Übereinstimmung in färberischer wie morphologischer Richtung zwischen dem harten Knorpel von *Myxine* und dem, welchen ich an der Oberfläche der Flossenstrahlen von *Petromyzon marinus* beschrieben habe[1], hervor; wie dieser bildet er eine Übergangsstufe zum typischen Hyalinknorpel der höheren Tiere. Diese Zwischenstellung des harten Myxinoidenknorpels hat bereits JOH. MÜLLER (1834) erkannt, indem er bei der Schilderung der Unterschiede zwischen hartem und weichem Knorpel hervorhebt, daß ersterer eine auf feinen Durchschnitten hyalinisch aussehende Grundsubstanz besitzt, in der ovale Knorpelkörperchen zerstreut sind[2]. Wie wir sehen werden, trifft dies nur für die oberflächlichen Lagen des harten Knorpels zu.

Bei aller Ähnlichkeit, welche der harte Knorpel von *Myxine* im Reichtum und der gleich zu besprechenden Gliederung seiner Grundsubstanz mit dem Hyalinknorpel höherer Tiere zeigt, läßt er aber seine tiefere Stufe noch an dem Verhalten der Zellen erkennen. Dieselben zeigen nicht den hohen und charakteristischen Grad von Empfindlichkeit gegenüber chemischen Reagentien; an Knorpeln, die in toto in Alkohol, Formalin oder MÜLLERscher Flüssigkeit konservierten Tieren entstammen, füllen die Zellen vielfach ihre Höhlen noch vollständig aus (Fig. 1, 2, 6).

Eine stärkere Loslösung von der Kapselwand glaube ich an Pikrinsublimatmaterial zu sehen. Das Protoplasma der Zellen zeigt einen ziemlich grobwabigen oder schwammigen Bau, mit teilweise radiär vom Kern gegen die Kapsel ziehenden Strängen oder flächenhaften, dann von zahlreichen kleinen und größeren Lücken durchbrochenen Bildungen, die besonders an Zellen im Beginne der chondromucoiden Umwandlung (siehe weiter unten) deutlich hervortreten (Fig. 9 *W*). Unabhängig vom Strang-Wabenwerk des Protoplasmas finde ich an Schnitten aus Alkohol, die mit Methylenblau (rectifiziertem oder polychromen, Toluidinblau, Methylviolett) gefärbt waren, stets eine geringere oder größere Anzahl feinster oder größerer basophiler Kügelchen im Zellleib zerstreut (Fig. 9, 10).

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 161 ff.

[2] l. c. S. 133.

Der Kern oder die häufig doppelten Kerne besitzen bläschenförmige Gestalt, deutliche Kernmembran, und letzterer oder dem Kerngerüst angelagert eine wechselnde Anzahl von Chromosomen.

Betrachtet man einen Querschnitt durch den vorderen oder mittleren Teil des sog. Zungenbeins, welches die mächtigste Masse dieses harten Knorpels darstellt, und sich daher für die Untersuchung besonders eignet, so kann man an demselben eine mittlere, eine von derselben nicht scharf getrennte äußere, und eine ganz oberflächliche, dünne, Appositionszone unterscheiden. Für die Beschreibung scheint es mir zweckmäßig, diese drei Zonen zunächst gesondert zu besprechen.

Die Mitte findet man gebildet von sehr großen und verhältnismäßig dicht gedrängten Zellen, deren Form jedoch überwiegend eine ovale oder abgerundete ist, weshalb die zwischen ihnen gelegene Grundsubstanz auch nicht den Eindruck des regelmäßigen, starren Balkengerüstes mit polygonalen Maschenräumen macht, wie dies beim Schädelknorpel der Neunaugen der Fall ist (Fig. 23 *nK*). Dagegen erscheinen in diesen Mittelpartien die Grenzen der Zellhöfe und -bezirke oft ungemein scharf ausgeprägt, bereits am ungefärbten Schnitt deutlich als schwächer lichtbrechende schmale Scheidewände hervortretend, welche in den Knotenpunkten zu reichlicheren, zwickelförmigen Kittsubstanzmengen zusammenfließen (Fig. 1 *IT*). In den axialen Teilen der mächtigsten harten Knorpelstücke, z. B. der vorderen Seitenstücke des sog. Zungenbeins von größeren Exemplaren erreichen diese Zwickel eine ganz beträchtliche Größe und stehen untereinander durch breitere Züge in Verbindung, so daß diese interterritoriale Substanz die Hauptmasse der ganzen Grund- oder Intercellularsubstanz ausmacht (Fig. 2 *IT*). Sämtliche Scheidewände bilden wieder ein zusammenhängendes Alveolenwerk, in dessen Lücken die Zellen mit ihrer umgebenden, hyalinen Circumcellularsubstanz eingelagert erscheinen. Diese macht am ungefärbten Schnitt durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen den Eindruck mächtiger, dicker Kapseln (Fig. 1 *K* + *IAH*). Färbt man jedoch einen Freihandschnitt durch dieses Knorpelgewebe kurz (eine Minute) mit 1⁰/₀iger wässeriger Eosinlösung, so findet man nach Entwässerung mit Alkohol und Aufhellung mit Nelkenöl die scheinbare Kapsel zerlegt in eine wirkliche Kapsel (Fig. 5 *K*), welche intensiv rot gefärbt erscheint und in einen breiteren circumcapsulären Zellhof, der farblos geblieben ist

(Fig. 5 *IAH*) und durch die ebenfalls gefärbte interterritoriale Substanz *IT* von den benachbarten Zellhöfen getrennt wird. Diese Sonderung der Kapsel vom Zellhof mittels der raschen Eosinfärbung, welche ich bereits bei der Untersuchung des *Ammocoetes*-Knorpels verwendet habe[1], tritt stets mit der Sicherheit und Schärfe einer chemischen Reaktion ein; bei lang dauernder Färbung mit Eosin färbt sich, wie schon erwähnt, die ganze Grundsubstanz rot, auch wenn der Knorpel mit Hämalaun vorgefärbt worden war. Bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Pikrinsäure, besonders, wenn man nach der Vorfärbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin-Tonerde längere Zeit in Brunnenwasser auswäscht, nimmt die Grundsubstanz bis an die Zellen die Gelbfärbung mit Pikrinsäure an, und ebenso färbt sie sich gelb bei der Doppelfärbung mit Tropäolin-Methylviolett, blau in 5%igem indigschwefelsaurem Natron nach MÖRNER. Dieses Verhalten scheint nach der jetzt geläufigen Vorstellung die Annahme zu rechtfertigen, daß die gesamte Intercellularsubstanz, also auch die Kapsel im harten Knorpel von *Myxine* oxyphil sei. Dies habe ich auch so lange geglaubt[2], als ich die Knorpel hauptsächlich an gefärbten Schnittserien untersuchte, weshalb ich auch die von STUDNIČKA[3] beschriebene »blaue«, d. h. mit Hämatoxylin sich färbende Kapsel als eine regressive zu erklären versuchte[4].

Weitere Untersuchungen haben mich jedoch zu der Überzeugung geführt, daß die der Zelle zunächst gelegene Schicht der Grundsubstanz im harten Knorpel der *Myxine* ein ganz eigentümliches Verhalten zeigt, so daß man je nach der Art der angestellten Färbeversuche dieser Kapsel bald einen oxyphilen, bald einen basophilen Charakter zusprechen könnte.

Wie mit Eosin läßt sie sich bei kurz dauernder, regressiver Färbung auch mit andern sauren Anilinfarben scharf und isoliert hervorheben; so mit Säurefuchsin, Tropäolin 000, Goldorange, Metanilgelb, Methylblau, Bleu de Lyon usw.

Dasselbe gelingt aber auch, wie ich schon für den harten *Ammocoetes*-Knorpel bemerkt habe[5], mit dem basischen Methylviolett und, wie ich jetzt sehe, mit einer Reihe andrer basischer Farben, wie z. B. mit Safranin, Anilinrot, Dahlia, Gentianaviolett, Diamantfuchsin;

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 621.

[2] Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. S. 176.

[3] Ebenda Bd. XLVIII. 1897. S. 615 u. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. S. 287 ff.

[4] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 536.

[5] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 621.

am schwächsten — und das ist bemerkenswert — färbt sich bei dieser Methode die Kapsel mit Vesuvinbraun, Methylenblau, Toluidinblau und Thionin; mit diesem, welches nur in alkoholischer Lösung benutzt werden kann, stets auch verwaschen eine angrenzende Zone des Zellhofes. Die Technik dieser Färbung, welche mit den ersteren Farben sehr scharfe Bilder der Kapsel gibt, bleibt stets die gleiche; man bedient sich am besten 1⁰/₀iger wässeriger[1] Lösungen der Farbstoffe, bringt die uneingebetteten Schnitte von Alkoholmaterial auf 1 Minute bis $^1/_2$ Stunde in dieselben und überträgt sie unmittelbar in 95⁰/₀igen Alkohol, wo man sie so lange mit der Nadel schwenkt, bis keine gröberen Farbstoffwolken weggehen, hellt dann auf und schließt in Lack ein.

Das Ergebnis dieser Färbung sagt uns also nichts über den mikrochemischen Charakter, d. h. über die Säuren- oder Basenkapazität der Kapsel aus, man müßte ihr denn einen amphoteren Charakter zuschreiben. Die Färbbarkeit mit konzentrierteren sauren und basischen Farben scheint vielmehr nur auf einer besonderen physikalischen Beschaffenheit der Kapsel, nämlich darauf zu beruhen, daß sie als am wenigsten dichte Schicht den Farbstoff bei der kurzen Einwirkungsdauer am reichlichsten aufspeichert, während die übrige Grundsubstanz vermöge einer größeren Dichte in derselben Zeit keinen Farbstoff aufzunehmen vermag. Dafür spricht auch die geringe Widerstandsfähigkeit dieser Kapselfärbung gegen Alkohol. Besonders die Färbung mit basischen Farben ist in kurzer Zeit zerstört, die mit Eosin z. B. hält in Alkohol etwa 6 Stunden.

Um eine allenfalls vorhandene besondere Affinität der Kapsel zu Farbsalzen saurer oder basischer Natur festzustellen, habe ich daher in einer zweiten Versuchsreihe die Farben in stark dissociiertem Zustande, d. h. in starken wässerigen Verdünnungen durch längere Zeit auf die Schnitte einwirken lassen[2] und sowohl das Ergebnis dieser progressiven Färbung, als die Widerstandsfähigkeit derselben gegen Alkohol geprüft. Dabei ergab sich, daß sich die Kapsel auch durch die progressive Färbung mit vielen Anilinfarben, und zwar wieder sowohl mit sauren als basischen hervorheben läßt, nur erscheint sie nun nicht mehr allein gefärbt, sondern anschließend an die Kapsel, welche als stark gefärbter schmaler Saum erscheint, färbt sich meist eine breitere Zone des Zellhofs in schwächerem, nach außen sich allmählich verlierendem Tone mit. Dies ist der Fall mit Eosin, Bordeaux R, Thiazinrot, Thiazinbraun, Cörulein und Säurefuchsin; wenn man letzteres gleichzeitig mit Pikrinsäure anwendet, dann färbt sich die angrenzende Zone des Zellhofes ebenso stark, wie die Kapsel, so daß man an solchen Schnitten auffallend dicke Kapseln vor sich zu haben glaubt (Fig. 4). Die gelben Farbstoffe, Tropäolin, Orange G, Goldorange und Metanilgelb, sowie das indigschwefelsaure Natron färben den ganzen harten Knorpel nahezu gleichmäßig, ohne die Kapsel besonders hervortreten zu lassen.

---

[1] Thionin muß in 50⁰/₀igem Alkohol gelöst angewendet werden, da die wässerige Lösung mit den Knorpelschnitten zusammengebracht stets einen Niederschlag von spitzen Farbstoffnadeln gibt.

[2] Dafür, daß bei dieser Anwendungsweise der Farbstoffe chemische Vorgänge eine Rolle spielen, spricht folgende zufällige Beobachtung. Ich brachte Schnitte durch harten Knorpel in stark verdünntes Bleu II pour micrographie. einen sauren Farbstoff, den zuerst Zachariades (C. R. de l'Assoc. des Anat. V. sess. Liège 1903, p. 74) für Bindegewebsfärbung empfohlen hat. Derselbe gibt eine scharfe, isolierte Färbung der Kapseln, wie ich schon erprobt hatte. In diesem Falle unterblieb auch nach dreitägigem Verweilen in der Flotte jegliche Färbung, obwohl die Flüssigkeit noch ihren bläulichen Ton hatte. Da entdeckte

Dagegen färbt Kongorot die Kapsel fast ohne Spur des angrenzenden Zellhofes; ebenso und noch schärfer das Methylblau. Diese letztere Färbung bleibt auch bei länger dauernder Alkoholbehandlung (18 Stunden) unverändert, so daß sie sich ausgezeichnet zur färberischen Isolation der Kapsel eignet.

Deutlich tritt sie weiter hervor mit dem basischen Anilinrot, Dahlia, Gentianaviolett, Methylviolett, Chinoleïn, Rhodamin, Pyronin; nahezu vollkommen ablehnend verhält sich die Kapsel bei der progressiven Färbung mit Methylenblau, Thionin, Toluidinblau und Safranin; das sind gerade jene Farben, welche den Hyalinknorpel der höheren Tiere selbst bei stärkster Verdünnung stark und charakteristisch färben.

Dagegen färbt das polychrome Methylenblau (Unna) progressiv den harten Knorpel grünblau, doch hängt das Farbenbild im einzelnen sehr von der Konzentration der Farbe ab.

Im allgemeinen benutzte ich zur Färbung Verdünnungen von einem Tropfen der $^1/_2$—$1\,^0/_0$igen wässerigen (bei Chinoleïn der alkoholischen) Lösung auf 10 ccm Wasser bei den sauren, noch stärkere Verdünnungen bei den basischen Farben (bis 1 : 50 000); die Färbedauer muß wenigstens 24 Stunden betragen, wurde aber auch auf

---

ich, daß mir eine Spur von Zigarrenasche in die Flüssigkeit gefallen war; die alkalische Reaktion derselben hatte genügt die Färbung unwirksam zu machen. Dieselben Schnitte in reine, gleiche Lösung gebracht, gaben die gewohnte scharfe Färbung der Kapseln.

mehrere Tage ausgedehnt, wobei die Färbung an Stärke und Haltbarkeit zunahm. Was nun die Echtheit dieser Färbungen anlangt, so kann man ganz allgemein sagen, daß die mit den sauren Farben der Alkoholextraktion viel länger widerstehen, als die mit den basischen. Im einzelnen verhalten sich die Farben verschieden; jene, welche bei progressiver Anwendung die gringste Affinität zum harten Knorpel zeigen (Methylenblau, Thionin, Safranin und Toluidinblau), werden vom Alkohol in etwa 24 Stunden wieder vollkommen entzogen; am längsten haften sie — mit Ausnahme gewisser, nicht normaler Zellen — an der der Kapsel benachbarten Zone des Zellhofes. Diese innere Zone des Zellhofes hält andre Farben, wie z. B. Gentiana- und Methylviolett, Chinoleïn und das Blau aus polychromen Methylenblau sogar weit über 24 Stunden im Alkohol fest, während die Kapsel, der schmale, die Zellhöhle unmittelbar umschließende Saum lange entfärbt scheint.

Diese Feststellung ist allerdings wegen der an diesem kaum 1 μ breiten Saume auftretenden Lichtbrechungserscheinungen nicht leicht und nicht stets vollkommen sicher zu machen. Das stärkere Lichtbrechungsvermögen der Kapsel bedingt bei hoher Einstellung einen stärkeren Glanz (Spiegelfärbung), demnach auch Verdünnung der Farbe, umgekehrt bei tiefer; bei dieser wird außerdem um den dunklen Kapselsaum meist eine helle Lichtlinie sichtbar, welche wie eine entfärbte Zone imponiert. Ich versuchte mir in solchen zweifelhaften Fällen einmal durch die Untersuchung mit weit offener Blende zu helfen, wobei eine wirklich vorhandene Färbung der Kapsel wahrgenommen werden mußte, und dann dadurch, daß ich solche scheinbar entfärbte Kapseln nach der Methode der raschen, regressiven Färbung mit einer Kontrastfarbe gegen den benachbarten Zellhof abzugrenzen versuchte.

So gelingt es in der Tat an Schnitten, die z. B. nach progressiver Färbung mit polychromen Methylenblau, Chinoleïn oder Methylviolett 5 B 24 Stunden mit Alkohol behandelt worden waren, die Kapseln durch rasche Eosinfärbung gegen den blau gefärbten Zellhof hervorzuheben.

Versucht man diese Nachfärbung früher, bevor die Kapsel noch entfärbt ist, so erhält man keine reine Rotfärbung derselben, höchstens eine Mischfärbung.

Die Kapselfärbung mit Pyronin und Rhodamin endlich zeigte sich auch nach Behandlung mit 95%igem Alkohol über einen Tag fast ungeändert scharf erhalten.

Wie man sieht, sind auch die Ergebnisse dieser Färbungsversuche nicht zu verwerten, um der Kapsel einen bestimmten, mikrochemischen Charakter zuzusprechen.

Ich habe daher weiter eine Reihe verschiedener Doppelfärbungen versucht, die ja seit langer Zeit beim Studium der territorialen Gliederung der Knorpelgrundsubstanz eine große Rolle spielen.

Wie ich schon erwähnt habe, entfärbt sich die Kapsel bei manchen regressiven Färbungen früher, als der angrenzende Zellhof, und kann dann kontrastierend mit einer andern Farbe nachgefärbt werden.

In den oben angeführten Fällen geschah dies mit einer Farbe von entgegengesetztem chemischen Charakter, z. B. Methylviolett 5 B-Eosin. Man kann aber die entfärbte Kapsel auch mit einer Farbe vom gleichen chemischen Charakter nachfärben.

Färbt man z. B. 24 Stunden in 1 $^0/_0$iger wässeriger Safraninlösung vor, zieht dann ebenso lange in Alkohol aus, so entfärben sich die Kapseln mit den angrenzenden Zonen des Zellhofes, während die äußeren Zonen und die interterritoriale Substanz stark rot gefärbt bleiben. Färbt man nun mit Methylenblau nach, so erhält man die Kapseln blau gefärbt, die angrenzende Zone des Zellhofes fast farblos, die äußere stark rot.

Ähnlich kann man mit zwei sauren Farbstoffen die Kapsel vom Zellhof trennen, z. B. mit indigschwefelsaurem Natron progressiv vorfärben, 15 Stunden in Alkohol, rasch mit Eosin (1 $^0/_0$) nachfärben: Kapsel rot, Zellhof blau, oder man färbt progressiv mit Methylenblau vor, ebenso mit Eosin nach. Kapsel blau, Zellhof rot; noch besser ebenso oder mit Bleu II pour Micrographie vorfärben, Alkoholbehandlung, Wasser; Nachfärben in stark verdünntem Pikrofuchsin: Kapsel blau, Zellhof rot, äußere Schicht gelb.

In ähnlicher Weise sind viele Knorpelfärbungen empfohlen worden; die angeführten Beispiele zeigen aber klar, daß solchen Färbungen in chemischer Hinsicht keine Bedeutung zukommen kann.

Besonders die regressiven Färbungen, zu denen z. B. auch die bekannten von MÖRNER gehören, können nur dazu verwertet werden, um in die physikalischen Verschiedenheiten der einzelnen Komponenten der Knorpelgrundsubstanz einen Einblick zu gewinnen.

Wertvoller sind progressive Doppelfärbungen mit einem sauren und einem basischen Farbstoff, da bei denselben auch verschiedene chemische Affinitäten zum Ausdruck kommen können. Auf diesem Wege gelingt es meist, die Kapsel mit der basischen, die angrenzende Zone des Zellhofes in einer Mischfarbe und die äußere mit der sauren Farbe zu färben, vorausgesetzt, daß man den Überschuß an Vorfarbe durch längere Alkoholbehandlung entfernt hat.

Färbt man z. B. Schnitte durch den harten Knorpel 48 Stunden mit stark verdünnter Lösung von Tropäolin 000 (1 Tropfen der gesättigten Lösung auf 10 ccm Wasser) vor, überträgt auf 15 Stunden in 95%igen Alkohol und bringt dann die Schnitte aus Wasser auf 48 Stunden in maximal verdünnte Lösung von Methylviolett 5 B, aus dieser wieder auf 15—18 Stunden in Alkohol, so erhält man scheinbar eine ziemlich scharfe Differenzierung der Kapsel vom Zellhof, überhaupt eine sehr deutliche territoriale Gliederung der ganzen Grundsubstanz: die Kapsel erscheint bei tiefer Einstellung auf dem Querschnitt dunkelblau, die angrenzende Zone des Zellhofes braunrot bis violett und ziemlich scharf gegen die gelb gefärbte äußere begrenzt. Die interterritoriale Substanz erscheint ebenfalls bräunlichviolett gefärbt.

Färbt man mit Eosin vorgefärbte Schnitte in ähnlicher Weise mit Dahlia nach und extrahiert dann lange, 24—36 Stunden, mit Alkohol, so tritt der Unterschied zwischen Kapsel und Zellhof nicht so scharf hervor; doch läßt sich wenigstens um eine Anzahl von Zellen auch ein dunkler, mehr blau gefärbter und nach der Zelloberfläche zu nicht ganz glatter Saum von dem tief rotviolett gefärbten angrenzenden Zellhof unterscheiden, welcher sich wieder sehr scharf gegen den farblosen, bzw. gelblichen äußeren Teil des Zellhofes abgrenzt. Die Zwischensubstanz erscheint bläulich- bis eosinrot; einzelne Höfe um degenerierende Zellen und der Inhalt solcher selbst ausgesprochen blau.

Auch die succedane progressive Doppelfärbung mit indigschwefelsaurem Natron und Anilinrot ergibt eine starke Rotfärbung der Kapsel, schwächere der inneren Zone des Zellhofs, während die äußere grünlichblau gefärbt hervortritt. Nur ist diese Differenzierung wenig alkoholecht, so daß zuerst die Kapsel entfärbt wird, bzw. wieder grünlichblau gegen die noch rot gefärbte innere Zone des Zellhofes hervortritt; bei fortgesetzter Alkoholbehandlung kann auch die Rotfärbung des Hofes schwinden und die ganze Grundsubstanz wieder grünblau gefärbt erscheinen. Es hängt so ganz von der Dauer der Einwirkung der Farbstoffe und der Differenzierung in Alkohol ab, welches Farbenbild man erhält.

Im allgemeinen kann man aber, wie gesagt, finden, daß bei dieser aufeinander folgenden Färbung mit einem sauren und einem basischen Farbstoffe die Kapsel den letzteren bevorzugt, während der Zellhof in seinem äußeren Umfang ausgesprochen oxyphil ist, in seinem inneren, an die Kapsel grenzenden einen gemischten Charakter zeigt.

Daß es sich hier in der Tat um verschiedene chemische Affinitäten handelt, scheint daraus hervorzugehen, daß man ganz ähnliche Resultate erhält, wenn man mit sogenannten neutralen Farbgemischen, also mit einer sauren und basischen Farbe simultan färbt. Am bekanntesten ist das zuerst von ROMANOWSKY für Blutuntersuchungen empfohlene Gemisch von Eosin-Methylenblau, das seither Gegenstand zahlreicher Untersuchungen wurde[1]. Ich habe ein Gemisch von 100 ccm $1^0/_{00}$ige Eosinlösung und 88 ccm $1^0/_{00}$ige Methylenblaulösung (rektifiziert) zur Färbung benutzt. Die Mischung fluoresziert stark, bildete aber keinen Niederschlag. An Schnitten, welche tagelang (65 Stunden) in dieser Mischung gefärbt wurden, erscheint die Kapsel blau, der anschließende Zellhof lebhaft rot, der äußere Teil desselben blaßrosa gefärbt; diese Differenzierung bleibt auch nach 6 Stunden langer Alkoholbehandlung erhalten.

Ein ganz andres Ergebnis zeigt die Färbung mit dem nach LAURENT[2] von GRÜBLER & Co. in den Handel gebrachten neutralen Eosin-Methylenblaugemisch, welches bekanntlich eine Suspension des neutralen Farbstoffes darstellen soll. Kocht man einen Teil der gut aufgeschüttelten Suspension mit drei bis vier Teilen Wasser rasch auf, so entsteht eine tiefblaue Farblösung; in diese werden, nachdem sie etwas abgekühlt wurde, die Schnitte eingebracht. Ich habe sie bei Brütofentemperatur mehrere Stunden belassen. Untersucht man nun die Schnitte, so erscheint die Kapsel im harten Knorpel rot gefärbt, die Zellhöfe grünlichblau, die interterritoriale Substanz wieder rot. Diese Färbung zeigt deutlich, daß man in der aufgekochten Suspension nicht mehr das Methylenblau als solches, sondern wahrscheinlich polychromes Methylenblau vor sich hat. Ganz denselben Färbungserfolg erhält man ja bei aufeinanderfolgender Färbung mit UNNAS polychromen Methylenblau und Eosin.

Diese Färbung kann also zur Entscheidung über den mikrochemischen Charakter der Kapsel nicht verwertet werden.

Dagegen erhält man ein mit dem Ergebnis der wirklichen Eosin-Methylenblaudoppelfärbung übereinstimmendes Bild bei Anwendung des von Jenner[1] angegebenen Farbstoffes (ein Tropfen der 1⁰/₀igen methylalkoholischen Lösung auf 10 ccm Wasser, 24 Stunden), nämlich eine stark dunkelblaue Färbung der Kapsel (und Zwickel), während die Zellhöfe, allerdings mehr gleichmäßig schwach rot gefärbt erscheinen. Weiter mit den Gemischen von Eosin-Methylviolett oder Orange G-Gentianaviolett.

---

[1] Man vgl. darüber den Artikel von ROSIN, Neutrale Farbstoffe und Farbgemische, in: Encyklopädie der mikr. Technik. II. Bd. S. 1032.

[2] Über eine neue Färbemethode mit neutraler Eosin-Methylenblaumischung usw. Centralbl. f. allgem. Path. Bd. XI. 1900. S. 86.

Bringt man je einen Tropfen 1⁰/₀iger Eosinlösung und gesättigter Lösung von Methylviolett 5B zusammen, so entsteht sofort ein dunkler Niederschlag, der sich in destilliertem Wasser nicht löst. Setzt man 10 ccm Wasser zu und kocht rasch auf, so löst sich der Niederschlag; färbt man in dieser Lösung eine halbe bis mehrere Stunden, so erscheinen die Zellkörper, besonders die Körnchen derselben, intensiv blau gefärbt, die Kapsel leuchtend rot bei hoher, tiefblau bei tieferer Einstellung, die angrenzende Zone des Zellhofes violett, die äußere Zone schwach rosa bis farblos, die Zwickel der interterritorialen Substanz fast eosinrot. Alkohol entfärbt die Zellen und zwar nur die normalen sofort, während die in Metamorphose befindlichen je nach ihrem Stadium lebhaft blau oder rot gefärbt hervortreten. Die Sonderung der Kapsel vom Zellhof erscheint nun noch schärfer.

Ganz andre Bilder erhält man, wenn man die Suspension filtriert und nun entweder mit dem bläulichroten Filtrat oder dem beim Aufkochen mit schön violetter Farbe sich lösenden Filterrückstand färbt. Im ersten Falle erhält man nach tagelanger Färbung (50 Stunden) und kurzdauernder Entwässerung fast eine isolierte Kapselfärbung in blaustichigem Rot, eosinrot färben sich die Zwickel der interterritorialen Substanz und einige degenerierende Zellen, die Zellhöfe bleiben nahezu farblos. Eine ganz ähnliche Färbung gibt ein Gemisch von Säurefuchsin und Methylviolett. Bei Färbung im Rückstand (8 Stunden in der Wärme) kommt fast ausschließlich der violette Farbstoff zur Geltung, ohne daß jedoch auch lange fortgesetzte Behandlung mit Alkohol (16 Stunden) an der Färbung der Grundsubstanz wesentliche Änderungen hervorzurufen vermag. Die Kapsel erscheint tief rot violett bei hoher Einstellung, blau bei tiefer, der angrenzende Hof heller violett, die äußere Zone fast farblos, die interterritoriale Substanz wieder violett.

Bringt man je einen Tropfen der gesättigten wässerigen Lösungen von Orange G und Gentianaviolett in 10 ccm Wasser zur Mischung, so entsteht auch ein ziemlich grobflockiger Niederschlag, die übrige Flüssigkeit bleibt braunrot. In dieser wird ohne zu filtrieren gefärbt. In 54 Stunden ist das Granoplasma der Zellen intensiv blauviolett, die Kapsel rotviolett, der angrenzende Zellhof braunrot, ebenso die oberflächliche Appositionszone und die größeren Zwickel, aber auch die feinen, interterritorialen Züge ungemein scharf gefärbt, während die äußere Zone der Zellhöfe leuchtend gelb gefärbt erscheint. Kurze Entwässerung mit 95%igem Alkohol entfärbt nun die normalen Zellen; länger dauernde (16 Stunden) entfärbt die Zwickel (selbstverständlich auch die zarten Züge der interterritorialen Grundsubstanz) und die oberflächliche Appositionszone, jedoch bleiben beide von schmalen, rotbraunen Säumen, letztere gegen die tiefere Lage, erstere ringsum gegen die begrenzenden Zellhöfe abgegrenzt. Diese Säume können um die Zellhöfe, deren äußere Zone lebhaft gelb gefärbt erscheint, eine neue Schicht vortäuschen. Die Kapsel zeigt nun einen bläulichen Ton, der manchmal sehr dunkel erscheinen kann, nnd der angrenzende Zellhof ist rotbraun gefärbt und gegen den äußeren, lebhaft gelb gefärbten Teil ziemlich scharf abgesetzt.

---

[1] The Lancet. 1899. No. 3937.

In allen diesen Fällen, in denen den Schnitten die Elektion gegenüber einem basischen und einem sauren Farbstoff gleichzeitig freigestellt ist, sehen wir also, daß die Kapsel sich mit dem basischen, die äußere Zone des Zellhofes mit dem saueren Farbstoffe färbt, während die innere gleichsam in einer Mischfarbe hervortritt.

Da diese Auswahl der Farben eine regelmäßige ist, die Färbung selbst dabei eine sehr widerstandsfähige, also echte, so darf man dieses Färbungsergebnis wohl mit einiger Berechtigung als Ausdruck einer Basophilie der Kapsel, einer Oxyphilie der äußeren Zone des Zellhofes und einer gemischten Natur der inneren auffassen. Damit stimmen auch Ergebnisse mit organischen Farben. Die Kapsel färbt sich auch mit Hämalaun deutlich, aber bei gewöhnlicher Färbdauer so schwach, daß eine nachfolgende Eosinbehandlung die Färbung vollkommen zu verdrängen vermag, wie schon erwähnt wurde. Umgekehrt kann man jedoch die Kapsel sich schwach violett färben sehen, wenn man mit Eosin vorgefärbte Schnitte mit Hämalaun nachfärbt.

Stärker färbt sich die Kapsel mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde, wobei aber nach außen von der Kapsel ein Teil des Zellhofes sich verwaschen mitfärbt. Durch Behandlung mit Essigsäure (5—10%) kann die Färbung aber nur auf die Kapsel beschränkt werden.

Ausgezeichnet scharfe Bilder der Kapsel erhält man, wenn man mit Orange G oder Metanilgelb progressiv vorgefärbte Schnitte mit tief veilchenblauem DELAFIELDschem Hämatoxylingemisch nachfärbt. Selbst bei 24 Stunden dauernder Nachfärbung färbt sich nur die Kapsel fast schwarzblau, während der Zellhof leuchtend gelb bleibt.

Die Kapsel färbt sich endlich auch mit saurer Orceïnlösung stark, womit sich ja auch andre basophile Substanzen, wie z. B. verschiedene Schleimarten[1] elektiv färben. Progressiv, mit der Lösung von PRANTER[2], färbt sich in 24 Stunden die Kapsel scharf und isoliert, die übrige Grundsubstanz nur ganz leicht und gleichmäßig bräunlich; tief dunkelbraun die degenerierenden Zellen, der weiche Knorpel und die elastischen Fasern des Perichondriums. Mit der Lösung nach UNNA-TÄNZER färbt sich schwach auch die innere Zone des Zellhofs und stark die Appositionszone.

Es wäre gewiß nicht der Mühe wert gewesen, alle diese Färbungsergebnisse aufzuzählen und noch weniger die weit zahlreicheren zeitraubenden Versuche anzustellen, wenn es sich nicht darum gehandelt hätte, an einem Knorpel mit deutlicher und leicht verständlicher territorialer Gliederung zu zeigen, von welchen Umständen die färberische Isolierung der einzelnen Komponenten der Intercellularsubstanz abhängt und wie sehr die vielfach herrschende Meinung, als besäßen wir in der Färbung eine einfache Methode, um verschiedene chemische Stoffe in der Knorpelgrundsubstanz nachzuweisen, kritischer Vorsicht bedarf. Ich konnte zeigen, daß sich die Kapsel durch kurze regressive Färbung in stärkeren ($^1/_2$—$1^0/_0$) Lösungen sowohl mit sauren als basischen Teerfarben isoliert darstellen läßt. Bei langdauernder Einwirkung dieser Farben in stark verdünnten (1:20000—50000) Lösungen färbt sich die Kapsel ebenfalls intensiv mit beiderlei Farben, aber auch die angrenzende Zone des Zellhofes schwächer oder stärker. Man kann Kapsel und Zellhof aber auch durch Doppelfärbung trennen und zwar die Kapsel mit einer sauren, den Zellhof mit einer basischen Farbe, oder umgekehrt die Kapsel mit einer basischen, den Zellhof mit einer sauren Farbe, endlich beide mit kontrastierenden Farben derselben Klasse färben. Eine bestimmte und wirklich gesetzmäßige Elektion, die auf verschiedene Säuren- und Basenkapazität der Kapsel und des Zellhofes hinzudeuten scheint, tritt nur bei gleichzeitiger Anwendung von sauren und basischen Farben ein, wobei aber die entstehende Neutralfarbe im Überschuß einer der Komponenten gelöst sein muß. Eine vollkommen konstante und verläßliche Differenzierung gibt auch die Pikrofuchsinfärbung.

---

[1] So färbt es die Schleimkörnchen in den Kuppen der intraepithelialen Drüsenknospen im Kiemendarm von *Ammocoetes*, die oberflächlichen Zellen der Epidermis, sowie die Grundsubstanz des Schleimknorpels dieses Tieres. Weiter auch den Schleim in den buccalen Gaumen- und Uvuladrüsen, sowie der Becherzellen des Menschen. Man vgl. darüber die Anm. 1, S. 391 meiner »Beiträge zur Histologie menschlicher Organe«. Wiener Sitzungsber. Bd. CVI. 1897.

[2] Centralbl. f. allgem. Path. u. path. Anat. Bd. XIII. 1902. S. 292.

Dieselbe scheint in der Tat auf gewisse chemische Verschiedenheiten der einzelnen Komponenten der Grundsubstanz bezogen werden zu können, anderseits kommen bei ihr zweifellos auch physikalische Verhältnisse in Betracht. Für die chemische Wirkung der Färbung spricht der Umstand, daß sie erst nach einer längeren Einwirkungsdauer eintritt und dann, wenigstens was die Rotfärbung betrifft, unbeschränkt alkoholecht ist. Das Ergebnis der Färbung ist aber ein ganz konstant verschiedenes, je nachdem man das konzentrierte (0,1 Säurefuchsin auf 100 gesättigte, wässerige Pikrinsäure) oder stark verdünnte Farbgemisch (1 Tropfen auf 10 ccm Wasser) einwirken läßt. Im ersteren Falle färben sich nach 24 Stunden das Perichondrium und die oberflächlichste Lage der Appositionszone am stärksten (beide auch nach einer Minute), deutlich die Kapseln, einzelne Körnchen im Zellleib, schwächer die Appositionszone und einzelne Zwickel der interterritorialen Substanz rot, alles andre gelb. Im zweiten Falle ist die Rotfärbung der genannten Teile eine sehr intensive, außerdem färbt sich aber auch die Innenzone des Zellhofs, wie erwähnt, rot und die gesamte interterritoriale Substanz; leuchtend gelb die äußere Zone der Zellhöfe.

Fragen wir uns jedoch, ob die so auffallend beständige Rot- oder Gelbfärbung bestimmter Teile der Grundsubstanz im harten *Myxine*-Knorpel einen Schluß auf eine bestimmte chemische Natur dieser Teile zuläßt und welches diese chemische Natur ist, so stoßen wir auch hier wieder auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Daß die Gelbfärbung einen bestimmten Schluß nicht zuläßt, ist klar, da sich die verschiedensten Gewebe gelb färben können. Diese Färbung ist aber charakteristisch für den harten Knorpel der Cyclostomen, indem es mir bisher nicht gelungen ist, bei andern Wirbeltieren einen Knorpel zu finden, der mit Pikrinsäure eine ähnliche Färbungsreaktion geben, d. h. aus einer stark verdünnten Lösung die Pikrinsäure so fest binden würde[1]. Die Rotfärbung mit Säurefuchsin wird jedoch in neuerer Zeit mit Vorliebe als spezifische »chemische« Methode für collagenes Gewebe angesehen[1].

---

[1] Die von WOLTERS (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII, 1891, S. 492) angegebene Färbung mit konzentrierter alkoholischer Pikrinsäure ist eine rein

Da diese Methode allgemein unter dem Namen der »Hansenschen« bezeichnet wird, erlaube ich mir — ohne das unzweifelhafte Verdienst Hansens schmälern zu wollen — darauf hinzuweisen, daß ich zuerst[2] die bis dahin unbekannte Tatsache hervorgehoben habe, daß mittels der Pikrofuchsinfärbung eine ungemein scharfe Rotfärbung des Bindegewebes so elektiv eintritt, daß sie den Nachweis dünnster Fäserchen desselben gestattet. Weiter habe ich mich auch unabhängig von Hansen mit der Methode beschäftigt, wie meine Ausführungen in dieser Zeitschrift (Bd. LXVI, 1899, S. 235 u.f.; vorläufige Mitteilung im Anat. Anz. Bd. XV, Sommer 1898 erschienen) bezeugen. Besonders möchte ich hervorheben, daß ich auf Grund von Versuchen zuerst auf die Alkalescenz des Glases als die Ursache des Verblassens der Fuchsinfärbung hingewiesen habe. und daß ich diesem Übelstande ebenfalls durch Ansäuerung der Präparate zu steuern versuchte. Dies gelingt am besten, wenn man die Schnitte mit salzsauren Lösungen von Orcein oder Resorcin-Fuchsin vorfärbt, durch salzsauren Alkohol und schwach saures Wasser in die Pikrofuchsinlösung überträgt. Diese Färbung, welche ich schon seit Jahren bei histologischen Untersuchungen anwende, gibt eine scharfe Differenzierung des leimgebenden, elastischen und Muskelgewebes. In dieser Kombination hält sich die Rotfärbung mit S-Fuchsin jahrelang. Heute wissen wir ja den Grund des so oft beklagten Verblassens gewöhnlicher Pikrofuchsinfärbungen: durch das Alkali (des Glases) wird das gefärbte saure Salz der Rosanilindisulfosäure in das farblose neutrale umgewandelt[3]. Einer Zersetzung des Glases kann man, wie meine neueren Erfahrungen zeigen, aber auch vorbeugen, wenn man die Schnitte nicht in der gewöhnlichen Weise in flüssigen Balsam einschließt, sondern nach der Methode von Nissl in festes Kolophonium, was allerdings eine Erwärmung derselben erfordert. Übrigens scheint Kolophonium an und für sich sauer genug zu reagieren, um die Rotfärbung mit Säurefuchsin zu erhalten.

Wesentlich für diese Erhaltung ist jedenfalls, daß man das ätherische Öl, welches man zum Aufhellen benutzt hat, vor Zusatz des Einschlußmittels mit Benzol, Toluol oder Xylol entfernt. Darauf hat schon Hansen hingewiesen, der Öl als Aufhellungsmittel geradezu vermieden haben will. Für Celloidinschnitte kann man es aber als zweckmäßiger ganz gut vor dem Xylol usw. anwenden.

Behält man dies im Auge, so gestaltet sich die Färbung auf das einfachste: Die Schnitte werden aus Wasser in das oben angegebene starke Farbgemisch auf 1 Minute oder beliebig länger eingetragen, ohne daß ein Säurezusatz nötig wäre. Dann werden sie mit der Nadel direkt in 95%igen Alkohol bis zur vollständigen Farblosigkeit des Celloidins geschwenkt, am Objektträger mit

---

mechanische Überladung der Grundsubstanz mit Pikrinsäure, die bei etwas längerem Verweilen in Alkohol wieder vollkommen verschwindet. Aus stark verdünnter Lösung nimmt der Hyalinknorpel des Menschen und der Säugetiere keine Spur von Pikrinsäure an.

[1] Vgl. z. B. Laguesse, Sur l'histogénèse de la fibre collagène etc. Arch. d'anat. micr. T. VI. 1903. p. 109.

[2] Wiener klin. Wochenschr. 1896. Nr. 45.

[3] Michaelis, Einführung in die Farbstoffchemie. Berlin 1902. S. 57 u.f.

Filtrierpapier niedergepreßt und mit Cajeputöl usw. aufgehellt. Dieses ätherische Öl wird mit Benzol oder Xylol gründlich entfernt und in Kolophonium-Xylol eingeschlossen, wobei der Überschuß durch Aufdrücken des Deckglases zu entfernen ist; auch leichtes Erwärmen der Präparate ist sehr zu empfehlen.

So behandelte Schnitte bewahren die Rotfärbung, soweit ich sehe, jahrelang.

Was nun die Spezifität der Methode anlangt, so hat das Säurefuchsin in Verbindung mit Pikrinsäure in der Tat eine hochgradige Elektion für Bindegewebe, vorausgesetzt, daß die Methode richtig gehandhabt wird. Dazu gehört, daß die Farbflotte nicht zu viel Säurefuchsin enthält, daß die Schnitte, wie schon Hansen betont, glatt und gleichmäßig sind und möglichst frisch, am besten in farblosen Flüssigkeiten, Alkohol, Formol, Sublimat fixiertem Material entstammen. Chromsaure Salze sind zu vermeiden.

Schon in van Giesons Laboratorium ist zur Darstellung der Bindegewebsfibrillen nach einer Modifikation von Freeborn eine Lösung mit nur sehr wenig Säurefuchsin (0,05 %) seit langem in Gebrauch, während zur Färbung des Nervensystems eine solche mit dreifachem Gehalt an Säurefuchsin und der Hälfte an Pikrinsäure verwendet wird[1]. Ich benutze das von Ramón y Cajal empfohlene Gemisch von 0,1 %igem Säurefuchsin auf 100 gesättigter, wässeriger Pikrinsäure, was dem von Hansen später angegebenen Mengenverhältnis entspricht. Makroskopische Versuche mit getrockneten und wieder aufgequollenen Sehnen haben gezeigt, daß diese imstande sind aus maximal verdünnten Säurefuchsinlösungen den ganzen Farbstoff an sich zu ziehen und denselben wochenlang in 95 %igen Alkohol, ja sogar in konzentriertem Glyzerin festzuhalten. Mikroskopisch kann mittels dieser Färbung alles leimgebende Bindegewebe, und meist nur dieses durch die charakteristische Rotfärbung aufgedeckt werden; so z. B. im Nackenband, in der Haut, im Gewebe der glatten und quergestreiften Muskeln. Diese Rotfärbung tritt in der Tat binnen Sekunden mit der Sicherheit einer Reaktion ein. (Sie tritt aber auch ein, wenn man maximal verdünnte Lösungen [1 Tropfen der angegebenen Pikrofuchsinmischung auf 10 ccm Wasser, das entspricht $^1/_{200}$ ‰igem Säurefuchsin] 24 Stunden lang einwirken läßt. Nur färben sich dann auch andre Gewebe rötlich, die Spezifität der Methode wird herabgesetzt.) In diesem Sinne kann man die Färbung, wie auch ich es getan habe, als spezifische ansehen. Aber auch im centralen und peripheren Nervengewebe, wo sich nach van Gieson Ganglienzellen, Neuroglia und Achsenzylinder färben sollen, gibt die Methode, wie seither auch Weigert[2] gesehen hat, ausschließlich eine scharfe Rotfärbung des Bindegewebes, so daß die feinsten Capillarumhüllungen hervortreten; nur muß man Material aus Formol oder Alkohol wählen. Was endlich die im Knorpelgewebe auftretenden Färbungen anlangt, so lassen sich dieselben zum Teil durch den Gehalt der rotgefärbten Stellen an collagener Substanz erklären. Auch für das Hyalin collagenen Ursprungs scheint dasselbe zu gelten; ob auch epitheliales und hämatogenes Hyalin sich rot färbt, weiß ich nicht. Das Colloid der Schilddrüse färbt sich nicht.

So groß nach dem Gesagten die Spezifität der Methode für collagenes

---

[1] Nach einer freundlichen brieflichen Mitteilung J. van Giesons aus dem Jahre 1899 an Herrn Dr. Watkins in unserm Institut.

[2] Eine kleine Verbesserung der Hämatoxylin-van Gieson-Methode. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XXI. 1904. 1.

Gewebe ist, so darf man heute noch nicht umgekehrt den Schluß ziehen, daß alles, was sich auf diese Weise rot färbt, auch wirklich nur leimgebende Substanz ist; denn es färben sich z. B. auch die Membranen der Chordazellen, der Fettzellen, das Sarkolemm, die Knorpelkapseln, über deren chemische Natur wir noch wenig wissen.

Die Ergebnisse der Pikrofuchsinmethode stimmen auch mit denen der meisten übrigen sogenannten spezifischen Bindegewebsfärbungen überein, von denen einzelne ja auch sehr gute Resultate in bezug auf Elektion geben. In dieser Hinsicht habe ich die Methoden von FREEBORN[1], UNNA[2], RIBBERT[3], MALLORY[4], PATELLANI[5] und DUBREUIL[6] verglichen.

Ich finde jedoch, daß sie alle an Schärfe der Differenzierung und Empfindlichkeit von der Pikrofuchsinmethode übertroffen werden, welche sie anderseits an Einfachheit der Anwendung und Dauerhaftigkeit nicht übertreffen. So ziehe ich die Pikrofuchsinmethode außer wegen der genannten Vorzüge wegen ihres scharfen Kontrastes zwischen rot und gelb, der empfindlicher ist als der zwischen blau und grün, sowie wegen der absoluten Farblosigkeit des Celloidins allen andern sogenannten spezifischen Bindegewebsfärbungen vor. Sie ist aber, was schon HANSEN[7] zugegeben hat, und auch MICHAELIS[8] betont, nicht spezifisch im chemischen Sinne.

Indem ich nach dieser etwas langwierigen Abschweifung auf technisches Gebiet, die mit der Wichtigkeit der Pikrofuchsinmethode entschuldigt werden möge, zur Besprechung der morphologischen Verhältnisse des harten Knorpels von *Myxine* zurückkehre, seien mir noch einige Worte über den feineren Bau der Kapsel gestattet.

Dieselbe stellt dort, wo sie ganz isoliert gefärbt hervortritt (z. B. nach der raschen Färbung mit Eosin, Anilinrot, Methylviolett, Safranin), einen anscheinend ganz glatten, ziemlich gleichmäßigen Saum von sehr geringer Dicke (0,8—1,0 μ) um die ganze Zellhöhle dar. Bei jenen Färbungen, welche außer der Kapsel auch das Zellprotoplasma stark färben (Kongorot, Methylblau), erscheint die Kapsel gegen die Zelloberfläche körnig.

---

[1] Staining connective tissue with nigrosin (indulin, anilin, blueblack). Journ. R. micr. soc. 1889. p. 305.

[2] Die spezifische Färbung des Collagens. Monatsh. prakt. Dermat. Bd. XVIII. 1894. S. 509. — Neue Untersuchungen über Collagenfärbung. Ebenda. Bd. XXXIV. 1902. S. 359.

[3] Über die Anwendung der von MALLORY für das Centralnervensystem empfohlenen Farblösung auf andre Gewebe. Centralbl. allg. Path. 1896. Bd. VII. S. 427.

[4] A contribution to staining methods. I. A differential stain for connective-tissue fibrillae and reticulum. The Journ. of experim. med. Vol. V. 1900—1901. p. 15.

[5] Modificazione ad un metodo di MALLORY per la colorazione del tessuto connettivo. Gazz. d. osped. A. XXII. 1901. p. 993.

[6] Le Picro-Bleu. Note sur l'emploi de ce réactif pour la coloration spécifique des fibrilles conjonctives etc. Compt. Rend. de l'assoc. des Anat. VI. sess. Toulouse 1904. p. 62.

[7] Anat. Anz. Bd. XV. 1899. S. 151 u.f.

[8] l. c. S. 145.

Diese Körnchen sind ungemein klein und nur bei scharfer Färbung und starker Vergrößerung als eine regelmäßig angeordnete Mikrosomenlage erkenntlich; wie Stellen, an denen die Zelle von der Wand sich zurückgezogen hat, zeigen, hängt sie fest mit der Kapsel zusammen. Manchmal erscheinen diese Körnchen kurz stäbchenförmig und radiär zur Zelloberfläche gestellt. Bei rascher Färbung mit Pikrofuchsin sah ich diese Mikrosomenlage oft allein gefärbt als feinsten roten Saum an der Oberfläche des Zellkörpers hervortreten.

Untersucht man die Flächenbilder der Kapseln an Präparaten mit scharfer Kapselfärbung, z. B. an solchen, die in maximal verdünntem Eosin-Methylenblau nach Jenner gefärbt wurden, so zeigen dieselben kein homogenes Ansehen, wie es bei Betrachtung der Profilbilder den Anschein hat. Das Flächenbild zeigt vielmehr eine Art Netzwerk oder Geäder, indem der blaugraue Grund von helleren Stellen in Gestalt von Kreisen und unregelmäßigen Figuren unterbrochen erscheint, so daß im ganzen ein ähnliches Bild entsteht, wie ich es von der Alveolenwand einer blasigen Zelle, die in Knorpel einbezogen wird, bei *Petromyzon fluviatilis* (diese Zeitschr. Bd. LXX, 1901, Taf. VIII, Fig. 23) abgebildet habe. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Wechsel dichterer und weniger dichter Stellen, vielleicht auch um eine Art von Relief, in dem die helleren Stellen seichte Vertiefungen darstellen, die auch leichter permeabel sind.

Wahrscheinlich ist diese eigentümliche Struktur der Grund einer sehr merkwürdigen optischen Erscheinung, welche man an ungefärbten oder auch gefärbten, in schwach lichtbrechenden Mitteln (Wasser, Alkohol) untersuchten Schnitten an der Kapsel wahrnehmen kann.

Geht man mit der Mikrometerschraube von einer mittleren Einstellung auf die Kapsel, bei welcher diese als einfacher Saum erscheint, in die Höhe, wobei man einen Teil der kugelig gewölbten Kapsel von der Fläche zu sehen bekommt, so treten sofort ungemein scharfe konzentrische Linien in mehrfacher Anzahl (drei bis fünf) nach innen von der Kapsel auf, so daß es den Anschein hat, als bestünde sie, von der Fläche gesehen, aus abwechselnd hellen und dunklen konzentrischen Ringen oder Ellipsen, deren Durchmesser gegen den Pol der Kapsel zu abnehmen.

Es kann sich hier, im Gegensatz zu der wirklich vorhandenen konzentrischen Schichtung nach außen von der Kapsel, die gleich besprochen werden soll, nur um eine Beugungserscheinung der durch das Objektiv nicht aufgelösten ziemlich regelmäßigen Struktur der Kapsel handeln. Dies geht unter anderm daraus hervor, daß diese concentrische Zeichnung in der gleichen Deutlichkeit auch noch an eben in Lack eingeschlossenen Schnitten sichtbar ist; mit der allmählichen Verdrängung des ätherischen Öls durch die Einschlußmasse wird sie schwächer, ohne jedoch gänzlich zu verschwinden.

Nach dem Ergebnisse mancher Färbungen, besonders jener, bei welchen die Kapsel und der innere Zellhof gleich gefärbt erscheinen und erstere nur beim Wechsel der Einstellung einen Farbenumschlag zeigt, könnte es zweifelhaft sein, ob dieser von mir als Kapsel gedeutete innerste Saum der Zellhöhle wirklich eine selbständige, morphologische Schicht darstellt. Der Beweis dafür kann aber, außer durch die erwähnten isolierenden Färbungen, auch durch die mechanische und chemische Isolierbarkeit der Kapsel erbracht werden.

An den Rändern sehr dünner Schnitte, welche mitten durch den Knorpel gehen, an denen also dünne Balken der Grundsubstanz zwischen eröffneten Zellhöhlen den Schnittrand bilden, ragen die Kapseln manchmal auf kurze Strecken isoliert über diesen Schnittrand vor. Besonders deutlich ist da die Kapsel als selbständige Schicht zu erkennen, wenn sie auch different vom Zellhof gefärbt ist (Eosin-Methylenblau). Auf die chemische Isolierbarkeit komme ich am Ende dieses Kapitels zurück.

Die zwischen den Kapseln gelegene übrige Grundsubstanz wird von den Zellhöfen und der dieselben verbindenden Kitt- oder (wie ich sie fortan nennen will) interterritorialen Substanz gebildet.

Beide zeigen in dieser mittleren Zone der massigsten harten Knorpelstücke nicht das regelmäßige Verhalten des vollentwickelten Knorpels, weil hier, wie gleich auseinandergesetzt werden soll, ausgedehnte Rückbildungserscheinungen Platz greifen. Im allgemeinen sei jetzt nur bemerkt, daß die Zellhöfe verhältnismäßig schmal, nur zwei- bis dreimal so breit als die Kapsel und von vorwiegend abgerundeter Gestalt sind, während die interterritoriale Substanz oft mächtig entwickelt sein kann (Fig. 2, 13).

Diese mittlere Zone geht nun in die äußere über, in welcher die Zellen an Größe abnehmen, während die Intercellularsubstanz an Masse zunimmt, so daß hier der Knorpel in der Tat, wie schon

JOH. MÜLLER bemerkte, das Aussehen eines grundsubstanzreichen Hyalinknorpels besitzt (Fig. 3—5).

Die Zunahme der Grundsubstanz ist hauptsächlich durch eine beträchtliche Verdickung der Zellhöfe bedingt, während die interterritoriale Substanz auf manchmal kaum wahrnehmbare Mengen reduziert ist.

In diesen Fällen (Fig. 3) und besonders an in Lack eingeschlossenen Schnitten erscheint dann die ganze Intercellularsubstanz wie eine einheitliche Masse; in andern konnte ich auch schon an einfach in Wasser untersuchten Schnitten, besonders deutlich bei schiefer Beleuchtung, diese grundsubstanzreiche äußere Zone durch ein zartwandiges, schwächer lichtbrechendes Fachwerk in vieleckige stark lichtbrechende Höfe oder Bezirke zerlegt sehen. Bei der raschen Färbung mit Eosin tritt dieses Fachwerk in Gestalt zart rosa gefärbter Kittlinien auch an Lackpräparaten hervor (Fig. 5*IT*). Diese Färbung beruht aber wieder nur, wie bei den Kapseln, auf einer geringeren Dichte der interterritorialen Züge; wie die Färbungen mit Anilinrot, Methylviolett, Methylenblau und DELAFIELDS Hämatoxylin-Tonerde ergeben, zeigt diese Kittsubstanz ebenfalls schwach basophilen Charakter.

Um die Kapsel herum erscheint die Grundsubstanz oft, besonders an Schnitten, die in schwach lichtbrechenden Mitteln (Alkohol) bei starker Beleuchtung (Sonnenlicht) untersucht werden, in einer Ausdehnung konzentrisch geschichtet, die weit über die eigentliche Kapsel[1] der Zelle hinausgreift (Fig. 3 *Z*), so daß der ganze Zellhof aus abwechselnd stärker und schwächer lichtbrechenden Kugelschalen zu bestehen scheint.

Die manchmal auffallende Zartheit und Regelmäßigkeit der Lichtlinien, welche bei einer bestimmten Einstellung am deutlichsten hervortreten, läßt bei oberflächlicher Betrachtung zunächst daran denken, daß man es hier, ähnlich wie das bei der Kapsel beschrieben wurde, mit einer rein optischen Erscheinung, etwa mit Diffractionslinien zu tun hat, wie sie um kugelige Körper von geringem Lichtbrechungsvermögen in stärker lichtbrechender Umgebung bei Verschiebungen der Mikrometerschraube zu sehen sind.

---

[1] SOLGER (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII, 1894, S. 650, Anm. 1) versteht unter »Kapsel« stets nur die konzentrisch geschichtete Wandung der Knorpelzellhöhle, auch wenn diese Schichtung nur in Gestalt bogenförmiger Segmente ausgeführt ist, deren Schichtung schon am frischen Präparat hervortritt. Ich kann diese Schichtung nicht für gleichwertig mit der Kapsel halten und verstehe unter letzterer nur die unmittelbar um die Zelle gelegene Grundsubstanzschicht, welche durch ihr optisches und mikrochemisches Verhalten vom umgebenden Zellhof sich abgrenzen läßt. Auch der Auffassung STUDNIČKAS gegenüber, welcher den mit Eosin usw. nicht färbbaren Teil, meinen Zellhof, ebenfalls zur Kapsel rechnet und so dieselbe als zweischichtig betrachtet, muß ich diese Definition festhalten. Man vergleiche übrigens in dieser Frage meine Mitteilung über Knorpelkapseln und Chondrinballen (Anat. Anz. Bd. XXIII, 1903, S. 533).

Man kann diese konzentrische Schichtung aber auch an in Lack eingeschlossenen, ungefärbten Präparaten, wenn auch weniger deutlich, sehen, wo dieselbe keine andre Deutung zuläßt, als daß es sich um eine Aufeinanderfolge verschiedener Schichten von Grundsubstanz handelt.

Jeder Zweifel an der realen Natur dieser Schichtung verschwindet jedoch, wenn man mit Pikrofuchsin gefärbte Präparate untersucht, an denen man schon bei etwa 300facher Vergrößerung deutlich sehen kann, daß die konzentrischen Schichten abwechselnd gelb und rot gefärbten Kugelschalen entsprechen (Fig. 4 und 15).

Aber auch mittels andrer Färbungen (progressive Färbung mit stark verdünntem polychromen Methylenblau, kurze Färbung mit 2 % Säurefuchsin) tritt diese Schichtung um viele Kapseln in der äußeren Zone deutlich hervor, und die gefärbten Schichten zeigen meist einen feinkörnigen Bau, bestehen oft nur aus einer einzigen Lage kleinster Körnchen.

Es handelt sich demnach hier um eine zonale Gliederung der Grundsubstanz, ähnlich wie sie im Hyalinknopel höherer Tiere schon seit VOGELPOEL[1] und DEKHUYZEN[2] bekannt war und in neuester Zeit von HANSEN[3] wieder genauer beschrieben worden ist. Auf die Bedeutung und Ausdehnung dieser konzentrischen Streifung werde ich später noch eingehen; hier sei nur bereits hervorgehoben, daß dieselbe gelegentlich, besonders in den oberflächlichen Lagen, nicht um wohlerhaltene Zellen in ihren Höhlen, sondern um winzige, oft kaum mehr als solche erkennbare Zellreste als Mittelpunkt zu sehen ist, so daß man hier eine allmähliche Einengung und konzentrisch vorschreitende Verdrängung oder Umwandlung der Zelle annehmen muß (Fig. 3 Z^2 und 15).

Während der breite Zellhof bei der raschen Färbung mit sauren, wie basischen Farben im allgemeinen vollkommen ungefärbt erscheint (Fig. 5 *IAH*), lassen andre Färbungen deutlich erkennen, daß derselbe aus zwei, bald annähernd gleich-, bald verschieden breiten Schichten besteht, wovon die innere stets die Kapsel konzentrisch umschließt und wie diese die Form der Zellhöhle wiedergibt (Fig. 4 *IH*), während die äußere einen mehr oder minder ausgeprägt polygonalen Umriß besitzt (Fig. 4 *AH*), auch mehr als eine Zelle umschließen kann und an die interterritorialen Substanzscheidewände angrenzt.

---

[1] Onderzoek. Physiol. Laborat. te Leiden. 1879. S. 149.

[2] Weekbl. nederl. Tijdschr. voor geneeskunde. 1889. S. 260.

[3] Undersogelser over Bindevaevsgruppen. 1. Del. Kjöbenhavn 1900.

Die Trennung dieser beiden Schichten, welche ich als inneren und äußeren Zellhof bezeichne, gelingt auf verschiedene Weise.

Wie schon erwähnt, zeigt der innere Zellhof bei progressiver Färbung mit vielen sauren, wie basischen Farben ein ähnliches Verhalten wie die Kapsel, nur färbt er sich meist mit geringerer und nach außen abnehmender Stärke, so daß die Grenze gegen den äußeren Zellhof dann eine mehr oder minder verwaschene ist.

So färbt er sich mit Eosin, Bordeaux R, Thiazinrot, Thiazinbraun, Cöruleïn S und Säurefuchsin; dann aber auch mit Anilinrot, Diamantfuchsin, Methylviolett, Gentianaviolett, Dahlia, Pyronin, Rhodamin, mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde und bei Überfärbung mit Hämalaun.

Färbt man den harten Knorpel mit einer der gelben Farben (Orange G, Tropäolin, Goldorange, Metanilgelb) progressiv vor, dann tritt bei gewöhnlicher Nachfärbung mit Delafields Hämatoxylin oder Hämalaun keine Färbung des inneren Zellhofes ein; er bleibt gelb wie der äußere.

Färbt man aber so vorgefärbte Schnitte progressiv mit einer blauen oder violetten basischen Farbe nach, dann zeigt der innere Zellhof eine sehr kräftige und haltbare Mischfärbung. Nahezu vollkommen isoliert kann man ihn darstellen, wenn man mit Gentiana-, Methylviolett, besonders aber Chinoleïn vorgefärbte Schnitte 24 Stunden lang mit Alkohol extrahiert; besonders fest hält er auch das Blau des polychromen Methylenblau.

Die schärfste und haltbarste, durch Alkohol überhaupt kaum mehr entfernbare Färbung des inneren Zellhofes gibt die progressive Färbung mit Säurefuchsin in Verbindung mit Pikrinsäure (Pikrofuchsin).

Vollkommen ablehnend verhält er sich gegen Methylblau und Kongorot.

Wie man sieht, zeigt auch der innere Zellhof keine ausschließliche Färbbarkeit mit basischen oder sauren Farben, anscheinend eher noch mit letzteren die haltbarere Färbung. Doch muß hier erwähnt werden, daß um einzelne Zellen der innere Hof eine ganz besondere Affinität zu basischen Farben (Methylenblau, Safranin, Gentianaviolett) zeigt, so daß seine Färbung auch tagelanger Behandlung mit 95% Alkohol, wenn die ganze übrige Grundsubstanz schon wieder entfärbt ist, widersteht. Hier handelt es sich aber nicht mehr um normale Zellgebiete.

Die Breite des inneren Zellhofes läßt sich nur annähernd bestimmen und schwankt in dieser äußeren Zone zwischen 1 und 3,5 μ; sie ist fast stets geringer, als die des äußeren; in der Mitte der Knorpel nimmt sie, wie erwähnt, beträchtlich ab, so daß man an Präparaten, an denen die Kapsel nicht färberisch von dem inneren Zellhof getrennt ist, diesen kaum als eigne Schicht erkennt, sondern einfach dickere Kapseln vor sich zu haben glaubt (Fig. 2 *KIH*).

Der äußere Zellhof (Fig. 2, 4, 13 *AH*) besitzt im harten Knorpel eine ganz entschiedene und einseitige Affinität zu gewissen sauren Farbstoffen, besonders zu den gelben. Er färbt sich lebhaft und haltbar mit Tropäolin, Orange G, Metanilgelb, Goldorange, Pikrinsäure; weiter mit indigschwefelsaurem Natron blau, mit polychromem Methylenblau grünlich. Manchen sauren Farbstoffen gegenüber erweist er sich als chromophob, wie z. B. gegen Säurefuchsin, Methylblau, Kongorot; zu andern (Eosin, Bordeaux R, Säuregelb) zeigt er nur geringe Affinität und seine schwache Färbung tritt erst bei der Kontrastfärbung mit einem basischen Farbstoffe hervor.

Die Form des äußeren Zellhofes ist in der oberflächlichen Zone, wo er am mächtigsten entwickelt ist, eine mehr oder minder polygonale; in der Mitte wird er abgerundet und nimmt ebenfalls an Breite ab.

Die Begrenzung gegen den inneren Zellhof ist oft eine sehr scharfe (Fig. 2 und 13); in andern Fällen vermittelt den Übergang eine verwaschene Zwischenzone, welche dann stets als aus dünnsten konzentrischen Lagen bestehend erkannt werden kann (Fig. 4).

Während im inneren Zellhof die basophilen oder erythrophilen Zwischenschichten an Masse überwiegen, nehmen diese nach außen hin immer mehr zugunsten der oxy- oder xanthophilen ab, bis endlich der äußere Zellhof, wenn er eine Schichtung noch erkennen läßt, nur mehr aus solchen besteht. Meist erscheint er vollkommen homogen, kann aber dann — wie noch gezeigt werden soll — durch chemische Mittel in konzentrische Lamellen zerlegt werden.

Nicht immer ist die Grenze zwischen innerem und äußerem Zellhof eine mit der Kapsel bzw. Zelloberfläche konzentrische Linie; manchmal erscheint die Zelle wie gegen einen Rand des inneren Zellhofes verschoben; in andern Fällen greift der oxyphile äußere

Zellhof an einer oder mehreren Stellen gleichsam in den inneren hinein, so daß dieser hier verschmälert erscheint und umgekehrt an den übrigen Stellen seines Umfanges mit verschieden großen Segmenten in den äußeren Zellhof vorragt.

Wie ich noch zeigen werde, geht der äußere Zellhof aus einer Umwandlung des inneren hervor. Die geschilderten Bilder machen nun ganz den Eindruck, als ob dort diese Umwandlung nicht ganz regelmäßig vor sich gegangen wäre.

In jenen Fällen, wo der innere Zellhof sehr schmal ist, erscheint der äußere am breitesten; an mit Pikrofuchsin gefärbten Schnitten kann man dann manchmal in einer gewissen Entfernung vom inneren Zellhof eine etwas stärkere, rot gefärbte Linie erhalten sehen, welche die einstige Ausdehnung des inneren Zellhofes angibt.

Nicht selten umschließt ein polygonaler äußerer Zellhof zwei abgerundete innere mit den zugehörigen Kapseln und Zellen; wir haben dann ein durch Teilung entstandenes Zellterritorium, einen Zellbezirk oder eine isogene Gruppe (Renaut) vor uns (Fig. 6 und 13).

Bevor ich die Schilderung dieser oberflächlichen Zone verlasse, sei noch erwähnt, daß in derselben stets eine wechselnde Anzahl von Zellen und Höfen gefunden werden, welche dadurch auffallen, daß sie jegliche Färbung ablehnen. Im einzelnen bieten diese Gebilde ein sehr verschiedenes Verhalten, worauf ich noch später zurückkomme.

Die oberflächliche Appositions-Zone (Fig. 4, 5*A*) ist sehr schmal, deutlich nur bei Knorpeln größerer Tiere entwickelt, und, wie bei allen Knorpeln, durch stark abgeflachte Zellen ausgezeichnet, deren Längsachsen stets parallel dem Zuge der (hier) circulär verlaufenden Bindegewebsbündel gerichtet sind. Sie grenzt sich an ungefärbten, in Alkohol untersuchten Schnitten (Fig. 3) nicht gegen die tiefere Schicht ab und läßt auch keine Abgrenzung von Zellhöfen erkennen; jedoch schon die einfache Durchtränkung des Schnittes mit einem ätherischen Öl genügt, um diese Schicht als scharf gegen die tieferen Lagen abgegrenzte Appositionszone zu erkennen, ein Verhalten, welches wohl nur durch die leichtere Durchdringbarkeit derselben für das ätherische Öl bedingt sein kann.

Dem entspricht auch ihr Verhalten bei kurz (eine Minute) dauernder regressiver Färbung mit concentrierteren (1%igen) basischen, wie sauren Teerfarben: sie erscheint in diesen Fällen, wie die Kapsel stark gefärbt und dadurch scharf abgegrenzt gegen die farblos bleibenden tieferen Lagen des Knorpels (Fig. 4 und 5*A*).

Dasselbe ist der Fall bei progressiver Färbung; folgt derselben nur eine kurze Entwässerung und Lackeinschluß, so kann die oberflächliche Appositionszone auch mit basischen und mit den meisten sauren Farben scharf gefärbt erhalten bleiben. Bei längerer Einwirkung des Alkohols jedoch hält sie nur gewisse saure Farbstoffe (Säurefuchsin, Bordeaux R, Cörulein, Thiazinrot, Methylblau, Indulin, Nigrosin u. a.) fest, während sie die gelben, sowie Eosin, indigschwefelsaures Natron und alle basischen Farbstoffe vollkommen an den Alkohol abgibt. Sie kann dann als farblose Zone sich ebenso scharf gegen die z. B. mit Tropäolin oder Indigkarmin gefärbten tieferen Partien abheben, wie vor der Alkoholbehandlung als stärker gefärbte.

Daß die oberflächliche Appositionszone eine geringere Dichtigkeit besitzt, als die älteren Teile des harten Knorpels, zeigt deutlich auch ihr Verhalten bei gewissen Beizfärbungen. Bringt man die Schnitte z. B. kurz (eine Minute) in 10⁰/₀iges Eisenchlorid und überträgt sie nach flüchtigem Abspülen mit Wasser in Tannin oder rotes Blutlaugensalz, so färbt sich die oberflächliche Appositionszone stark; ähnlich die Kapseln und interterritorialen Zwickel, schwach die äußeren Zellhöfe. Beizt man dagegen lange in sehr verdünnter Eisenchloridlösung vor und wäscht dann aber gut aus, so färbt sich die Appositionszone wie die interterritoriale Substanz schwach, stark und gleichmäßig dagegen der innere Zellhof und die Kapsel, während der äußere Zellhof farblos bleibt.

Mit verdünntem Pikrofuchsin färbt sich die oberflächliche Appositionszone stark und alkoholecht rot. Sie färbt sich auch stark mit saurem Orceïn und bei Überfärbung mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde. Nahezu keine Affinität zeigt sie bei progressiver Färbung zu Safranin, Thionin, Chinoleïn; mit Toluidinblau oder Methylenblau färbt sie sich nur schwach grünlich.

Was nun das feinere Verhalten dieser Appositionslage anlangt, so grenzt sie sich mit höchst unregelmäßigem, bei schwächerer Vergrößerung aber scheinbar scharfem Kontur gegen die tieferen Lagen ab, indem sie zacken- und zwickelförmige Vorsprünge gegen dieselben bildet.

Betrachtet man diesen scharf gezackten Rand, der wie eine Knochenresorptionslinie mit nach außen gewendeten Konvexitäten erscheint, näher, so entspricht derselbe nicht glatten, sondern feingezähnten oder körnigen Anlagerungsflächen (Fig. 4). Manchmal sieht man Teile dieser durch ihr färberisches Verhalten charakterisierten

Zone, durch die Tätigkeit in ihr gelegener Zellen, welche Höfe um sich erzeugen, nach innen verlagert, wo sie dann in Gestalt sphärischer Polygone zwischen den meist gegensätzlich gefärbten Zellhöfen liegen. Die Ränder dieser Zwickel zeigen meist ebenfalls ein unregelmäßiges, fein gezähntes oder gekörntes Aussehen; ja, manchmal scheinen sich von denselben körnchenartige Teile loszulösen und zu homogener Grundsubstanz zu verfließen. Möglicherweise gehört aber diese körnige Zone auch der Oberfläche der äußeren Zellhöfe an. In manchen dieser Zwickel kann man degenerierende Zellen oder in Umwandlung begriffene Zellreste eingeschlossen sehen (Fig. 4 bei *Z'*).

Ein besonderes Verhalten zeigt ein schmalerer oberflächlicher Saum dieser Appositionszone, welcher die Verbindung mit dem faserigen Perichondrium vermittelt (Fig. 4*A'*).

Derselbe färbt sich auffallend stark mit Nigrosin, Indulin, Bleu de Lyon oder bleibt auch gefärbt, wenn sich die übrige Appositionszone nach längerer Alkoholextraktion entfärbt, wie z. B. nach Färbung mit den sauren gelben Teerfarben. Anderseits bleibt sie vollkommen farblos bei der progressiven Färbung mit polychromem Methylenblau und mit andern basischen Farben, welche die übrige Appositionszone färben. Dagegen färbt sie sich dunkelblau bei der simultanen Doppelfärbung mit Eosin-Methylenblau. An Querschnitten durch den harten Knorpel erscheint diese schmale Zone wie ausgefranst, indem in dieselbe sowohl collagene als auch elastische Fasern des Perichondriums einstrahlen und hier assimiliert werden.

Dies geschieht in derselben Weise, wie ich es bereits für den harten Knorpel der Flossenstrahlen von *Petromyzon marinus* geschildert habe[1]; nur sind die Bilder, welche man an günstig gefallenen und am besten mit saurem Orceïn nach UNNA-TÄNZER gefärbten Tangentialschnitten beobachten kann, noch viel klarer, als an der genannten Stelle.

In Fig. 7 ist eine kleine Partie eines solchen Flachschnittes und zwar von der dem Knorpel zugewendeten Fläche aus gesehen dargestellt. Bei oberflächlicher Einstellung erschienen die Knorpelzellen *KZ* in homogene Grundsubstanz eingeschlossen; bei tieferer wurde eine eigentümliche Streifung oder Faserung der Grundsubstanz sichtbar. Die Streifen sehen stellenweise wie aus kürzeren, stäbchenartigen Gliedern, manchmal wie aus Körnern zusammengesetzt, aus, sind mit Orceïn tief gefärbt und fassen feine, fast farblose Züge zwischen sich. Betrachtet man den Rand des Schnittes gegen die collagenen Faserzüge des Perichondriums hin, so sieht man letztere sich unmittelbar in die farblosen Züge fortsetzen, d. h. beim Eintritte der leimgebenden Bündel in die Appositionszone wird eine mit saurem Orceïn stark färbbare Kittsubstanz in Gestalt unzusammenhängender Streifen abgelagert.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 137 u.f.

Während letztere naturgemäß die Verlaufsrichtung der Bindegewebsfasern einhalten, sieht man bei derselben oder bei noch tieferer Einstellung aber auch zahlreiche ganz unregelmäßig verlaufende, feine elastische Fasern, *E*, auftauchen. An andern Stellen (Fig. 8) kann man sehen, daß dieselben, *E*, in dieser Appositionsschicht zerbröckeln, zu Körnern oder Kügelchen zerfallen (*K*), welche sich Farben gegenüber zunächst ebenso verhalten, wie die interfibrilläre Kittsubstanz. An dieser Stelle sieht man auch, wie die ursprünglich (Fig. 7*K*) verhältnismäßig groben Züge der letzteren immer zarter werden (Fig. 8*F*), bis sie eben ganz verschwinden, d. h. eine mit Orceïn, Hämalaun usw. nicht färbbare Masse bilden, in welcher die leimgebenden Fibrillen unsichtbar eingeschlossen sind.

Es werden also in diese oberflächliche Appositionszone die leimgebenden und elastischen Fäserchen des Perichondriums unmittelbar aufgenommen; ich habe dieses Verhalten schon früher[1] und an andern Objekten[2] festgestellt. Seither wurde es von HANSEN[3] ganz allgemein bestätigt, und er hat für dieses Unsichtbarwerden der Bindegewebsfibrillen die Ausdrücke »Maskierung« oder »Hyalinisierung« des Collagen eingeführt.

Während nun die elastischen Fasern zerfallen und der Kittsubstanz beigemengt werden, ist das weitere Schicksal der leimgebenden Bündelchen nicht so sicher zu entscheiden. Daß sie in die oberflächlichste Zone ohne wesentliche Veränderungen eingeschlossen werden, scheint mir aus der Doppelbrechung dieser Schicht unter dem polarisierenden Mikroskop, welche vollkommen der Richtung der Bindegewebsbündel entspricht, hervorzugehen. Untersucht man einen Querschnitt z. B. durch das hintere Mittelstück des sog. Zungenbeins zwischen gekreuzten Nikols über einer Gipsplatte Rot I. O., so erscheint das Perichondrium und die oberflächlichste Partie des Knorpels in der zur Additionsrichtung parallelen Stellung in steigender

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. S. 187.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

[3] Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. S. 425.

Farbe, in der darauf senkrechten in sinkender. Nun läßt sich leicht nachweisen, daß die Fibrillenbündel des Perichondriums circulär verlaufen, daß somit die positive Doppelbrechung der oberflächlichen Knorpelschicht offenbar auf die Aufnahme dieser Bindegewebsbündel — ein Vorgang, der an andern Knorpeln direkt nachgewiesen werden kann, und auch an den entsprechenden Stellen bei möglichst kleinen Exemplaren von *Myxine* unmittelbar zur Beobachtung kommt — zurückzuführen ist. Diese Doppelbrechung geht aber in den tieferen Lagen der Appositionsschicht verloren und tritt erst wieder im Innern der mittleren und oberflächlichen Zone auf; aber nun erscheinen die interterritorialen Grundsubstanzbalken, welche senkrecht zur Oberfläche stehen, bei der oben angegebenen Stellung in steigender, bzw. in sinkender, kurz in einer der Farbe des Perichondriums entgegengesetzten Farbe, d. h. die optische Achse liegt jetzt in der Längsrichtung der Grundsubstanzbalken, steht also senkrecht zu jener in der oberflächlichsten Lage des Knorpels.

Es fragt sich nun, ob diese Erscheinung einfach durch eine Umlagerung der leimgebenden Fasern im Innern des Knorpels erklärt werden kann, wie dies bei Knorpeln mit zweifellos fibrillärer Grundsubstanz, z. B. Rippen- oder Trachealknorpel, versucht worden ist.

Nun ist es mir mit keiner der gebräuchlichen Methoden gelungen, im harten Knorpel von *Myxine* — allerdings stand mir nur konserviertes Material zur Verfügung — Fibrillen nachzuweisen. Sollte ein solcher Nachweis auch an frischem Material nicht gelingen, was mir sehr wahrscheinlich erscheint, dann bliebe nur die eine Erklärung, daß in den von der Oberfläche entfernteren Lagen des Knorpels auch die leimgebenden Bündel aufgelöst und als amorphes Collagen der Grundsubstanz beigemischt werden. Die Polarisationserscheinungen würden sich dann einfach durch die Spannungsverhältnisse erklären.

Aber selbst in jenen Fällen, wo eine fibrilläre Struktur der Grundsubstanzbalken im Innern des Knorpels nachzuweisen ist, muß man es für wahrscheinlicher halten, daß diese Fibrillen neuentstandene, durch den orientierten Wachstumsdruck ausgeprägte sind, als daß es sich dabei um eine einfache Umlagerung der Faserbündel des Perichondriums handle. Gegen letztere Erklärung spricht schon der Umstand, daß die Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz sich stets durch isolierten Verlauf und große Feinheit auszeichnen, während in die Appositionszone eines wachsenden Knorpels zunächst die zu dickeren Bündeln vereinigten Fibrillen des Perichondriums aufgenommen werden.

Diese oberflächliche Appositionszone umgibt nun die eingeschlossenen Zellen (Fig. 4 und 5*OZ*) wie eine einheitliche Masse, setzt sich aber von den Spitzen der Zwickel und Zacken in Form zarter, nach rascher, regressiver Eosinfärbung rosa gefärbter Trennungslinien (Fig. 5*IT*) zwischen die Zellhöfe und -bezirke der tieferen Lagen fort.

Sämtliche Färbeversuche ergaben ein vollständig übereinstimmendes Verhalten zwischen dieser oberflächlichen Lage und der interterritorialen Substanz im Innern des Knorpels; nur muß betont werden, daß die färberische Übereinstimmung hauptsächlich nur an den Zwickeln sinnfällig zur Beobachtung kommt. Die am Schnitte linienartigen Scheidewände (Fig. 5*IT*) in der äußeren Zone zeigen nie eine scharfe Färbung, sondern sind oft nur durch ihr schwächeres Lichtbrechungsvermögen wahrnehmbar und dies auch nur dann, wenn sie durch den Schnitt rein senkrecht getroffen erscheinen. Vielfach schieben sich die Begrenzungsflächen der Zellhöfe schief übereinander; dann sind die dünnen, trennenden Lamellen überhaupt nicht wahrnehmbar.

Was ist nun die Bedeutung dieser zarten, interterritorialen Scheidewände und wie entstehen dieselben?

Wie schon erwähnt, erzeugen die ursprünglich ganz flachen Zellen der Appositionszone bei ihrem Wachstum hyaline Höfe um sich (Fig. 4 und 5*H*), welche bei der raschen Eosinfärbung ungefärbt bleiben, mit Pikrofuchsin sich gelb färben und durch deren weiteres Wachstum die dazwischen gelegene Substanz in Gestalt von Zwickeln und immer dünner werdenden Scheidewänden nach innen verlagert wird. So bleibt zwischen den tiefer rückenden Zellhöfen und den aus diesen durch Teilung hervorgehenden Zellbezirken im Innern des Knorpels ein zartes Alveolenwerk leicht imbibierbarer Scheidewände, das demnach als Rest der Appositionszone anzusehen ist, mit der es unmittelbar zusammenhängt und das gleiche mikrochemische Verhalten teilt.

Dieselben Verhältnisse konnte ich schon an den Kopfknorpeln der Neunaugen feststellen[1], nur sind sie bei *Myxine* noch viel klarer und ausgesprochener.

Es fragt sich nun aber, ob die gesamte Interterritorialsubstanz in ihrer Entstehung auf das Tieferrücken und Gedehntwerden dieser oberflächlichen Appositionslage im Verlaufe des Dickenwachstums des Knorpels zurückzuführen ist? Für das Zustandekommen der zarten interterritorialen Scheidewände in den peripheren Lagen des Knorpels muß man wohl auch die Möglichkeit einer sekundären Abgrenzung wachsender und sich teilender Zellhöfe im Auge haben, da man nicht selten scharf begrenzte zweizellige Territorien sieht, in denen eine zarte, wie im Entstehen begriffene Scheidewand die zukünftige Sonderung in zwei selbständige, einzellige Bezirke ahnen läßt (Fig. 1*I*). Daß auf diese Weise in Zusammenhang mit den alten Scheidewänden neue im Innern des Knorpels entstehen, kann nach den Schilderungen, welche bereits VOGELPOEL[1] an andern Objekten gegeben hat, nicht bezweifelt werden.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 625.

Demnach müssen wir für die zarten interterritorialen Grundsubstanzzüge zwei verschiedene Entstehungsweisen annehmen, von denen die zweite allerdings nur eine untergeordnete Rolle spielt. Einmal wären sie als Reste der oberflächlichen, gemeinsamen Appositionslage (primärer Kitt- oder Grundsubstanz) anzusehen, und zweitens könnten sie durch eine eigentümliche Zustandsänderung aus der Substanz der äußeren Zellhöfe dort entstehen, wo sich ein zweizelliges Territorium in zwei einzellige teilt.

Daß an der Oberfläche der Zellhöfe eine eigentümliche Zerbröckelung oder körnige Beschaffenheit zu bemerken ist, habe ich schon erwähnt.

Während aber diese interterritorialen Scheidewände in den oberflächlichen Lagen meist so zart sind, daß sie nur bei schiefer Beleuchtung oder gewissen Färbungen hervortreten (Fig. 4 und 5*IT*), sind sie in den mittleren Partien des Knorpels breiter, besitzen mächtige Zwickel und sind daher schon am ungefärbten Objekt deutlich wahrnehmbar (Fig. 1*IT*). Es ergibt sich daher die weitere Frage, ob letztere Bildungen gleichwertig sind mit den zarten Alveolenwänden der primären Kittsustanz in den oberflächlichen Lagen.

Wenn die hier entwickelte Vorstellung von dem Zustandekommen des größten Teils des zarten interterritorialen Alveolenwerks durch Dehnung und dadurch bedingte Verdrängung der oberflächlichen, reichlichen Kittsubstanzlage von seiten der wachsenden Zellhöfe richtig ist, so wird man die gestellte Frage von vornherein verneinen müssen, da ja der Wachstumsdruck in den mittleren Partien des Knorpels, wo die Zellen am größten sind, ebenfalls auch am größten sein muß. Demnach müßten hier die Scheidewände am dünnsten sein, wenn sie nicht eine Verstärkung von außen, entweder durch intussusceptionelles Wachstum oder auf andre Weise erhalten. Daß dies nun in der Tat der Fall ist, kann man am harten Knorpel von *Myxine* durch direkte Beobachtung feststellen; so führt uns diese Frage zur Besprechung der Rück- und Umbildungserscheinungen in diesem Knorpelgewebe.

---

[1] l. c.

Bei der verhältnismäßig geringen Entwicklung der Grundsubstanz und der scharf ausgeprägten territorialen Gliederung in diesem Knorpelgewebe, ist die Tatsache, daß sich innerhalb desselben in ausgedehntem Maße Rückbildungsvorgänge abspielen, die stets von den Zellen ausgehen und sekundär auch auf die Grundsubstanz übergreifen, leicht festzustellen. Schwerer ist es, sich im einzelnen Falle ein klares Bild zu machen, wie diese regressiven Prozesse in ihren einzelnen Phasen sich aneinander schließen und ablaufen, da man hier auf die Kombination, die ja immer etwas Subjektives ist, angewiesen bleibt. Einzelne Bilder sind allerdings so eindeutig und klar, daß die Aneinanderreihung derselben zum physiologischen Vorgang sich dem Beobachter von selbst aufdrängt.

Zunächst findet man in den mittleren Partien sämtlicher harter Knorpel, besonders deutlich an Durchschnitten durch das »Zungenbein«, die Schädelbalken und durch jene isolierte Knorpelgräte, welche ventral zwischen den gespaltenen Wurzeln des großen Zungenlängsmuskels liegt[1], an Stelle des kernhaltigen Zellkörpers eine stark lichtbrechende Masse von feinen oder gröberen Körnchen (Fig. 1 *Z'*, Fig. 6 *dK*), welche die Zellhöhle vollkommen ausfüllt. Sie färbt sich intensiv mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde, aber auch mit Hämalaun; Färbeversuche mit Anilinfarben ergaben im allgemeinen ein übereinstimmendes Verhalten dieser in Umwandlung begriffenen Zellen mit der oberflächlichen Appositionsschicht der primären Kittsubstanz; einige Reaktionen lassen jedoch auf das deutlichste einen Unterschied zwischen beiden Substanzen erkennen. So färbt sich mit rektifiziertem Methylenblau die Oberflächenzone grünlich, die körnige Masse der degenerierenden Zellen intensiv dunkelblau; legt man Freihandschnitte des in Alkohol gehärteten Knorpels auf 12—24 Stunden in 1%ige wässrige Safraninlösung und wäscht man längere Zeit in Wasser, das mit einem Tropfen Essigsäure versetzt worden war, oder auch einfach in 95%igem Alkohol aus, so erscheint die Oberflächenzone farblos, die Intercellularsubstanz mit Ausschluß der Kapseln intensiv scharlachrot und zwar am stärksten unmittelbar an der Oberflächenzone, die körnigen Massen dagegen metachromatisch dunkel- bis schmutzigviolett gefärbt. Färbt man hingegen progressiv in stark verdünnter Safraninlösung (einen Tropfen einer 1%igen wässrigen Lösung auf 20 ccm Wasser) 24 Stunden, so bleibt die Oberflächenzone farblos, die körnigen Zellmassen erscheinen braungelb bis orange gefärbt. Ähnlich erscheinen sie nach progressiver Färbung in stark verdünnter Thioninlösung (1:50000) metachromatisch rot gefärbt, die Appositionszone bleibt farblos. Bei der raschen Eosinfärbung, wobei die Oberflächenzone so scharf gefärbt erscheint, bleiben die körnig umgewandelten Zellmassen ungefärbt.

---

[1] Vgl. J. Müller, l. c. 1834, S. 117. — Ayers and Jackson, Journ. of Morphol. Vol. XVII, Taf. XXII, Fig. 6 *ci*. Diese Autoren bezeichnen dieses Stück aber nicht als Knorpel, sondern als blasiges Stützgewebe (l. c. S. 112); siehe weiter unten.

Dieselben metachromatischen Färbungen zeigt der später zu besprechende weiche Knorpel; da derselbe auch allen andern Färbungen gegenüber die gleiche Reaktion gibt, wie die in Umwandlung begriffenen Zellen, so darf man diese körnigen Massen wohl als vorwiegend aus Chondromucoid bestehend betrachten. Daß es sich nicht um eine schleimige Metamorphose schlechtweg, also um gewöhnliches Mucin handelt, beweist die Färbung mit Hämalaun, der wohl Chondromucoid, nicht aber das Mucin der Becherzellen, der Schleimsäcke, der Sublingualis usw. färbt und das Verhalten gegen P. Mayers Mucikarmin[1], welches ein empfindliches Schleimfärbemittel ist, diese körnig degenerierenden Knorpelzellen jedoch ungefärbt läßt.

Sehr deutlich treten die degenerierten Zellen bei einer Doppelfärbung mittels Hämalaun und Kongorot[2] hervor (Fig. 6), wobei der Körper der normalen Zellen braunrot, der der degenerierenden dunkelblau gefärbt erscheint, während die Grundsubstanz farblos bleibt bis auf die Kapseln und eine zarte Färbung des interterritorialen Alveolenwerkes. Auch Färbung mit saurem Orceïn nach Unna-Tänzer u. a. hebt die fraglichen Zellen deutlich hervor.

Die körnige Metamorphose des Protoplasmas ist jedoch nicht das Primäre; die ersten Veränderungen spielen sich am Kern der Knorpelzelle ab. Am häufigsten verliert derselbe zuerst seine Kernmembran, der Inhalt derselben verdichtet sich und wandelt sich um in eine homogene, intensiv mit Kernfärbemitteln färbbare Masse, wobei der ganze Kern kleiner wird (Fig. 9 *K* und 20 *dK*); endlich verliert er seine Färbbarkeit mit Hämalaun, nimmt dagegen Eosin, Kongorot lebhaft auf, bis er sich schließlich auflöst.

---

[1] Über Schleimfärbung. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. XII. Bd. 2. Heft. 1896.

[2] Die Schnitte werden nach der Färbung in Hämalaun gut ausgewaschen und kommen dann auf 2—3 Minuten in eine 1%ige wässerige Lösung von Kongorot. Aus diesem direkt in starken Alkohol und von da, wenn das Celloidin fast ganz entfärbt ist, auf den Objektträger zum Aufhellen. Alkoholmaterial eignet sich am besten; Überfärbung mit Hämalaun beeinträchtigt das Bild.

Im Protoplasma bemerkt man zunächst ein deutliches Hervortreten des Strang-Wabenwerkes, welches sich stark mit basischen Farben färbt — mit einzelnen derselben metachromatisch — und eine beträchtliche Vermehrung der basophilen Körnchen zeigt (Fig. 9), bis schließlich die Zellhöhle nur von einer Unmasse gröberer oder feinerer Körnchen, die, wie es in andern Fällen zu beobachten ist, schließlich zu einer homogenen Masse verfließen, erfüllt erscheint. Das weitere Schicksal dieser so veränderten Zellen gestaltet sich nun verschieden und ich muß betonen, daß jedes der untersuchten Exemplare von *Myxine* in dieser Hinsicht Besonderheiten gezeigt hat, so daß es fast den Eindruck macht, als hinge die Art und Weise der ferneren Umbildung der Zellen von der Größe bzw. dem Alter der Tiere ab. Die im folgenden zu beschreibenden Vorgänge wurden an vielen Hunderten von Schnitten, teilweise auch Serien verschiedener Exemplare erhoben.

Einmal kann der Verschleimungsprozeß, welcher die Zelle ergriffen hat, fortschreiten und die Kapsel (Fig. 1 *Z'*) endlich auch den inneren und äußeren Zellhof ergreifen. Diese Teile der Grundsubstanz können dabei, wie die Zelle, in einen Detritus stark basophiler Körnchen umgewandelt werden; an Freihandschnitten durch den Knorpel, bei denen diese weiche Ausfüllungsmasse leicht herausgerissen werden kann, findet man dann nicht selten Lücken in der Grundsubstanz, welche Größe und Form des eingeschmolzenen oder umgewandelten Zellbezirkes zeigen und von normalen Zellhöfen bzw. interterritorialen Scheidewänden begrenzt werden (man vgl. Fig. 18 *ZT*). Manchmal können solche Lücken eine auffallende Größe erreichen, wenn nämlich mehrere benachbarte Zellbezirke gleichzeitig eingeschmolzen werden, wobei dann meist auch die dieselben trennenden interterritorialen Scheidewände, wenigstens teilweise, schwinden. Solche Löcher erinnern dann mit ihrer buchtigen, etwas unregelmäßigen Begrenzung an kleine SHARPEYsche Räume im Knochen.

An Schnitten durch gut eingebetteten Knorpel findet man sie stets von den geschilderten chondromucoiden Körnchen oder Tröpfchen ausgefüllt, zwischen welche spangenartig Reste der interterritorialen Scheidewände hineinragen können (Fig. 12 *Sch*).

In andern Fällen zerfallen die Zellhöfe nicht körnig, sondern nehmen nur die intensive Färbbarkeit mit Hämalaun, saurem Orceïn usw.

an, als ob sie von der flüssigen, chondromucoiden Masse durchtränkt würden.

Man findet dann zwischen Zellhöfen von normaler Färbbarkeit Partien der Grundsubstanz von der Form sphärischer Polygone (Fig. 6 *ZH* und 13 *ZW*), welche sich intensiv mit Hämalaun, saurem Orceïn usw. färben. Auch bei der raschen Färbung mit Eosin oder Safranin treten diese Höfe hervor, während die Zellen bzw. die chondromucoiden Umwandlungsprodukte derselben farblos bleiben. Umgekehrt bleiben die homogenen Höfe ungefärbt bei der progressiven Färbung mit Thionin oder Methylenblau, während sich die in Metamorphose befindlichen Zellen lebhaft färben.

Diese Höfe erscheinen dann wie auffallend große Zwickel der interterritorialen Substanz, welche Zellreste verschiedener Form einschließen (Fig. 2 *ZR* und 14 *ZR*).

Sehr eigentümliche Bilder fand ich bei einigen Exemplaren von *Myxine* im hinteren Abschnitt des harten »Zungenbeins«; dieselben sind geeignet, die feineren Vorgänge bei der erwähnten chondromucoiden Metamorphose der Zellhöfe, besonders die Rolle, welche die Knorpelzellen dabei spielen, in überraschender Weise zu beleuchten.

Kurz gesagt, handelt es sich um das Austreten von chondromucoiden Massen in Form von Tröpfchen und aus solchen zusammengesetzten Fäden aus den umgewandelten Zellen durch die Kapsel in den Zellhof und Durchtränkung der letzteren mit diesen Massen.

Die Bilder, aus welchen auf diese Vorgänge geschlossen werden muß, sind auch in bezug auf die sog. Saftbahnfrage von Interesse, weil sie zeigen, daß diese Knorpelgrundsubstanz für flüssige Massen durchgängig ist, etwa wie das amorphe, schnittfähige, in 80% Alkohol erstarrte Celloidin, von dem ich[1] zeigen konnte, daß es außer für Alkohol auch für Wasser, Säuren und Salzlösungen ohne weiteres in jeder Richtung durchdringbar ist, ohne dabei irgendwelche wahrnehmbaren Veränderungen zu erleiden.

Daher sollen die genannten Bilder etwas eingehender beschrieben werden.

Da sei vor allem betont, daß diese Bilder nur durch ganz bestimmte Färbemethoden hervortraten, bei andern vollkommen unsichtbar oder wenigstens erst wahrnehmbar waren, als ich schon Kenntnis davon besaß.

Differenziert man einen mit wässeriger Safraninlösung (1%, durch mehrere Stunden) gefärbten Schnitt längere Zeit (über Nacht) in mit Essigsäure angesäuertem Wasser, so entfärbt er sich ganz bis auf die in körniger, chondromucoider Metamorphose befindlichen Zellen. Diese zeigen eine violette metachromatische Färbung und treten dadurch sehr deutlich auf dem farblosen Grunde hervor. Untersucht man solche Schnitte in Glyzerin-Wasser, so zeigt ein Teil der in Metamorphose befindlichen Zellen scharfe, glänzende und anscheinend homogene Kapseln, welche vollkommen von der körnigen Masse ausgefüllt werden. Andre jedoch lassen körnige, an Pseudopodien erinnernde Fortsätze erkennen, welche in großer Zahl die Kapsel ihrer ganzen Dicke nach durchsetzen und über dieselbe hinaus noch in den Zellhof zu verfolgen sind. Hier lösen sie sich oft in einzelne oder zu Ketten lose vereinigte Körner oder Tröpfchen auf.

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XIX. 1902. S. 462.

Während in den Anfangsstadien diese körnigen Fäden die Kapsel nur um ein Weniges überschreiten, findet man sie später oft einseitig das ganze Zellterritorium durchsetzen und bis an die begrenzende interterritoriale Substanz reichen. Dabei verbinden sie sich zu unregelmäßigen, knotigen Netzen. Leider sind solche Präparate nicht dauernd aufzubewahren; in Alkohol entfärben sich die geschilderten Bildungen und können nicht mehr wahrgenommen werden. Wohl aber gelang es mir, dieselben nach Färbung mit Methylenblau (36 Stunden in maximal verdünnter oder kurze Zeit in 2%iger Lösung) durch Alkohol in Lack zu überführen.

Nach solchen teils in Dammarharz, teils in Kolophonium eingeschlossenen Präparaten sind die Fig. 10—12 gezeichnet, zu deren Erklärung mir einige Worte gestattet seien.

Fig. 10 stellt eine Zellhöhle aus der äußeren Zone des harten Knorpels dar, welche an Stelle der Zelle eine chondromucoide Masse *dZ* enthält, von der nach der einen Seite lange, knotige Fortsätze mit verbreiterter Basis ausgehen, welche fein zugespitzt enden (*KF*) oder sich in einzelne Tröpfchen (*T*) auflösen. Diese Fortsätze erscheinen ebenso stark gefärbt wie die Inhaltsmasse der Zellhöhle. Das Bild macht den Eindruck, als ob hier ein Ausströmen der chondromucoiden Substanz unter einem im Innern der Zellhöhle herrschenden gesteigerten Druck stattfände. An der gegenüberliegenden Seite ist die Kapsel *K* noch als heller Saum sichtbar; derselben liegt dicht der zu einem flachen Kugelschalensegment verdrückte Rest einer ebenfalls chondromucoid umgewandelten Schwesterzelle (*H*) auf.

Die nächste Fig. 11 zeigt eine größere solche Zellhöhle aus der Mitte des harten Knorpels. Die chondromucoide Masse dringt hier an einem kleineren Teil des Umfangs in Gestalt kurzer, kegelförmiger Fortsätze *KF* in den Zellhof; im übrigen Bereiche der Oberfläche bildet sie ein teils weit-, teils engmaschiges Netz von höchst unregelmäßiger Gestalt. Die Fäden desselben erscheinen bald mit größeren, zusammenfließenden (*KN*), bald mit feineren Tröpfchen besetzt und hängen oft nur mehr durch dünne Brücken mit der Masse innerhalb der Höhle zusammen.

Fig. 12 endlich zeigt eine größere, chondromucoid umgewandelte Zellgruppe, in der die Scheidewände *Sch* besonders stark gefärbt, noch teilweise hervortreten. Die nach außen gedrungene chondromucoide Masse hat unmittelbar um die Zellgruppe ein homogenes Aussehen angenommen (*hH*) und färbt sich nicht mehr so stark wie die Masse innerhalb der Zellhöhlen. Weiter nach außen löst sich diese homogene Zone wieder in vorwiegend radiär gestellte knotige Fäden und einzelne Tröpfchen *T* auf, welche bis zu den nächsten interterritorialen Scheidewänden reichen.

Ich habe hier nur einige der markantesten Bilder beschrieben; dieselben, wie zahlreiche noch zur Beobachtung gelangende Zwischenstadien sprechen jedoch dafür, daß die oben erwähnten basophilen Zellterritorien in der Weise entstehen können, daß zuerst die Knorpelzelle als Ganzes eine chondromucoide Verflüssigung erfährt, dann diese Masse auch in die Nachbarschaft dringt und dieselbe bis zu den Grenzen des Territoriums zunächst in Gestalt einfacher (radiäre Fortsätze), dann komplizierterer Strömungsfiguren (Netze) durchsetzt.

Diese Netze verfließen dann zu homogener, die Zellhöfe gleichmäßig durchtränkender Masse, wodurch auch die Basophilie der ersteren bedingt erscheint. Diese ist aber beeinflußt von der Substanz der Zellhöfe selbst, wodurch die besprochene mikrochemische Verschiedenheit der chondromucoiden Masse innerhalb der Zellhöhle und der polygonalen Höfe um dieselbe leicht erklärlich scheint. So entstehen Bilder, wie sie in Fig. 6 *dK*, *ZH* dargestellt sind.

In andern Fällen kann aber auch, wie ich nochmals hervorhebe, der ganze Zellhof dieselbe chondromucoide Verflüssigung erfahren, wie die Zelle selbst (Fig. 18).

Verfolgt man das Schicksal der in chondromucoide Massen umgewandelten Zellen und der dieselben umgebenden erweichten basophilen Höfe weiter, so lassen sich bei Beachtung der verschiedensten Zwischenstadien zwei wesentlich verschiedene Vorgangsreihen feststellen, welche aber zu demselben Endergebnis, nämlich zur Umwandlung der metamorphosierten Zellen oder des ganzen Zellterritoriums in Grundsubstanz führen.

Einmal kann man sehen, daß die basophilen Territorien samt ihren Zellresten durch den Wachstumsdruck der umgebenden normalen Zellgebiete eingeengt, kleiner werden, so daß sie wie zwickelartige Verbreiterungen der interterritorialen Scheidewände erscheinen (Fig. 13 *ZW*). Die chondromucoiden Massen der Zellreste werden ebenfalls kleiner, wie es scheint, durch allmähliche Umwandlung in Grundsubstanz; doch bewahren sie eine Zeitlang ihre rundliche Form innerhalb des basophilen Zellhofes oder Zwickels. Bei weiterem Vorschreiten der Assimilation stellen sie nur mehr kernähnliche Reste (Fig. 14 *ZR*) von feinkörniger Beschaffenheit und stärkerer Basophilie dar. Endlich verlieren sie auch diese und sind in den Zwickeln kaum mehr wahrnehmbar (Fig. 2 *ZR*); letztere selbst werden immer mehr zu einfachen, interterritorialen, aber besonders scharf hervortretenden Scheidewänden verdrückt (Fig. 1, 2, 13 *IT*).

Dieser Vorgang, bei dem also ganze Zellen mit ihren Höfen in interterritoriale Substanz umgewandelt werden, spielt sich hauptsächlich in den centralen Partien der Knorpel ab und hängt offenbar damit die hier zu beobachtende scharfe Abgrenzung der Zellbezirke zusammen.

Diese letztere war auch wohl der Grund, daß Kölliker diesen Knorpel nur aus »Zellen« mit verdickten Wänden zusammengesetzt sein ließ.

Die in chondromucoide Masse umgewandelten Zellen können aber auch eine ganz andre Metamorphose erleiden, welche deshalb von besonderem Interesse ist, weil sie zeigt, daß im Knorpel amorphe, von Zellen gelieferte, aber auch durch Auflösung von Grundsubstanz entstandene Massen einer selbständigen Weiterentwicklung und mikrochemischen Umwandlung fähig sind.

Die chondromucoiden Körnchen oder Tröpfchen beginnen innerhalb der alten Zellhöhle oder, wenn auch die Kapsel und der Zellhof verflüssigt waren, innerhalb des alten Zellhofes und zwar meist von der Wandung der Höhle aus zu größeren Kügelchen und aus solchen zusammengesetzten Balken zusammenzufließen. Diese Kügelchen nehmen an Größe und Zahl immer mehr zu (Fig. 18, 19 *HK*), bis sie zuletzt nur mehr von dünnen Oberflächenschichten chondromucoider, d. i. mit Hämalaun, saurem Orceïn usw. färbbarer Substanz getrennt sind, während die Kügelchen selbst — und dies ist das Merkwürdigste — ihre intensive Färbbarkeit mit diesen

Farbstoffen, also ihren chondromucoiden Charakter, verlieren und allmählich Färbbarkeit und Aussehen der harten, oxyphilen Grundsubstanz annehmen[1].

Man findet dann Zellterritorien oder Zellhöhlen von normaler Größe, welche von einem unregelmäßigen (Fig. 20*m*) oder von rundlichen Lücken, die noch chondromucoide Masse enthalten, unterbrochenem Balkenwerk (Fig. 21*hB*) mehr oder minder vollkommen ausgefüllt werden.

Endlich schließen sich die Lücken des Balkenwerks (Fig. 21*R*, Fig. 22*H*) durch Umwandlung der letzten Chondromucoidkörnchen vollständig und an Stelle der früheren Zelle oder des Zellhofs findet man hyaline harte Grundsubstanz, welche sich zunächst noch durch einen zarten, stärker färbbaren Kontur (Fig. 21 *ZH*) gegen die Umgebung abgrenzt. Derselbe wird immer blässer und zarter (Fig. 22 *IT*); schließlich schwindet diese Grenzlinie ganz und man findet ein großes zellenloses Feld hyaliner Grundsubstanz. Damit ist aber die Mannigfaltigkeit der sekundären Umwandlungsvorgänge, welche sich in diesem Knorpel abspielen, nicht erschöpft.

In den oberflächlichen Partien der harten Knorpel wandeln sich auch zahlreiche Zellen in Grundsubstanz um, ehe sie ein bedeutenderes Wachstum erreicht haben, indem Kern und Protoplasma zu einer homogenen, oft stark lichtbrechenden Masse werden, welche ebenso wie die Kapsel allmählich ihre Färbbarkeit verliert (Fig. 5 *Z'*) und nach und nach der Grundsubstanz einverleibt wird. Dieser Vorgang unterscheidet sich von dem früher geschilderten hauptsächlich dadurch, daß an den Zellen keine so auffallenden Umwandlungen vorhergehen, wie es die chondromucoide Metamorphose ist, wenn sich im einzelnen die feineren Veränderungen auch verschieden gestalten können.

Der Kern kann nach Schwund seiner Membran zu einer netzförmigen, mit Delafields Hämatoxylinmischung schwach färbbaren Bildung im Protoplasma sich auflösen oder man findet in letzterem noch ein oder das andre färbbare Korn als Rest des Kerns (Fig. 20 *a*). Weiter wird die Grenze zwischen Protoplasmakörper und Kapsel immer verwaschener, indem beide Bildungen das gleiche Lichtbrechungsvermögen annehmen und allmählich verfließen. Dieser ganze Prozeß kann am besten als ein Verdämmern der Zellen in der Grundsubstanz gekennzeichnet werden. Der Kern kann aber auch seine rundliche Form zunächst bewahren, nur verliert er jegliche Struktur und Färbbarkeit; dieselbe Veränderung zeigt das Protoplasma: die ganze Zelle scheint zu einer sklerosierten Masse zu erstarren. So entstehen jene oben (S. 183) erwähnten Zellen in der äußeren Zone des Knorpels, welche jegliche Färbung ablehnen und schon dadurch deutlich zwischen den normalen hervortreten. Diese Gebilde sind es aber auch, welche an Alkoholknorpeln fast regelmäßig beim Lackeinschluß Luftansammlungen mit großer Zähigkeit festhalten. Diese offenbar bei der Entwässerung der Schnitte entstehenden Kunstprodukte sind insofern von einigem Interesse, als sie einmal auf die besondere Dichtigkeit der sie umschließenden Teile hinweisen und dann durch ihre verschiedene Form Struktureinzelheiten deutlicher hervorheben.

---

[1] Dieser Vorgang scheint ganz ähnlich dem zu sein, welchen Hansen (Anat. Anz. Bd. XVI, 1899, S. 432) in Kehlkopf- oder Trachealknorpeln vom Kalbe schildert: »Es verwandelt sich dann ein Teil . . . . des Chondromucoids . . . . in einen unlöslicheren Eiweißkörper — in Albumoid (am häufigsten in Körnerform).«

Oft scheinen diese Gasansammlungen als größere Blasen die ganze Zellhöhle zu erfüllen; in andern Fällen kennzeichnen sie als zarte dunkle Linien oder Bläschenreihen den Umfang der sklerosierten Zellmasse; endlich kann man in der Mitte eines Zellhofes von normaler Größe eine Gasansammlung in Gestalt unterbrochener sichelförmiger Segmente als letzte Andeutung der Zellgrenzen wahrnehmen. Fast stets decken diese Gasansammlungen auch einen wabigen oder feinporigen Bau der zu Grundsubstanz verdämmernden Massen auf (Fig. 16).

Manchmal zeigen schon größer gewordene Zellen aber auch einen konzentrischen Schwund, indem sich auf ihre Kosten um sie eine zarte konzentrische Schichtung in der Grundsubstanz ausbildet (Fig. 3 Z^2), welche den Zellrest immer mehr einengt, bis er ganz verschwindet. Nach Färbung mit Pikrofuchsin kann man dann ganz solide Zellterritorien sehen, deren centraler Teil eine konzentrische Schichtung von abwechselnd gelb und rot gefärbten Lagen zeigt.

Nicht selten sieht man nun auch zwischen diesen konzentrischen Schichten feinste Gasbläschen, ja selbst in den zarten interterritorialen Linien, welche das Territorium solcher verdämmernder Zellen begrenzen. Auch hier decken diese Gasansammlungen wieder einen feinwabigen Bau auf (Fig. 16 *IT*).

In Fig. 15 habe ich einen sehr ausgesprochenen Fall eines solchen konzentrischen Schwundes einer Zelle im Anfangsstadium abgebildet. Die Zelle *KZ* zeigt zwei kleine kernartige Gebilde, welche sich aber nicht mehr deutlich färben. Die Kapsel *K* hat ihre natürliche Spannung verloren und erscheint wie durch einen Druck von außen unregelmäßig eingestülpt und mit dem verbreiterten inneren Zellhof *IH* zusammengeflossen. Dieser, noch deutlicher aber der äußere *AH* zeigen eine konzentrische Schichtung, indem im letzteren zarte, mit Pikrofuchsin rot färbbare Linien mit breiteren gelb gefärbten Linien abwechseln.

Endlich kann der Schwund einzelner Zellen oder selbst größerer Zellgruppen durch den Wachstumsdruck der Umgebung gefördert werden.

Im ersteren Falle kann man sehen, daß eine Zellhöhle durch vordringende Grundsubstanz einseitig eingestülpt erscheint zu einem sichel- oder halbmondförmigen Spalte (vgl. Fig. 31 bei *G*, welche allerdings nicht den harten Knorpel betrifft); in der Regel wird die Zellhöhle samt Inhalt durch das energische Wachstum einer Nachbarzelle, die zugleich meist Schwesterzelle ist, zusammengepreßt und zum Schwunde gebracht (Fig. 4, Fig. 17 *H*).

In gewissen Stadien dieses Vorganges findet man dann der Kapsel (Fig. 10, 20 *H*) oder dem Zellhof (Fig. 14 *ZR*) normaler Knorpelzellen halbmond- oder calottenförmige Reste angelagert, die mir in Analogie zu stehen scheinen mit jenen von SOLGER in der Nasenscheidewand beim Schaf[1] und im Rippenknorpel des Menschen[2] beschriebenen Gebilden. Wenn SOLGER seine »Halbmonde« in die Wandung, d. h. Kapsel der Knorpelhöhle eingesprengt sein läßt, während ich sie der Kapsel aufsitzend finde, so beruht dies auf der abweichenden Auffassung SOLGERS von dem, was als Knorpelkapsel zu bezeichnen ist. Auf die Deutung, welche SOLGER seinen »Sicheln« gegeben hat, hoffe ich an andrer Stelle eingehen zu können.

Zuletzt sei noch eines eigentümlichen Beispieles Erwähnung getan, wie durch den Wachstumsdruck der Umgebung größere Zellmassen im harten Knorpel zugrunde gehen, ohne vorher eine chondromucoide Umwandlung erfahren zu haben.

An Querschnitten durch das vordere Seitenstück des sog. Zungenbeins (siehe weiter unten) fand ich wiederholt in der Mitte eine große Anzahl von Knorpelzellen auf dem Wege der Umwandlung in Grundsubstanz (Fig. 23 *hK*), wobei sie sämtlich zu länglichen Gebilden, senkrecht zur Oberfläche der Knorpelplatte abgeflacht erschienen.

---

[1] Über pericelluläre und intracelluläre Ablagerungen im Hyalinknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1891. S. 408.

[2] Über Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels. Ebendort. Bd. XLII. 1893. S. 650 u.f.

Ein Teil der bereits flachgedrückten Zellen zeigte homogenisierte, stark färbbare Kerne (*dK*), die Mehrzahl ließ einen Kern überhaupt nicht mehr erkennen und grenzte sich auch gegen die Intercellularsubstanz nur mehr undeutlich ab (*hK*). Auf diese Weise entstand in der Mitte dieses Knorpelstückes eine größere Masse von Grundsubstanz, in der Zell- und Kapselreste nur mehr schattenhaft wahrnehmbar waren.

Das Ganze erinnert einigermaßen an die Bilder, welche man z. B. gelegentlich an Querschnitten durch die Schädelchorda von *Ammocoetes* sehen kann, wo es auch unter dem Wachstumsdruck der Umgebung zur Homogenisierung ganzer Zellen in der Achse und zur Zusammenpressung derselben zu einer Art soliden Chordastranges kommt. Man vergleiche in dieser Hinsicht auch die Textfig. 6, S. 443 bei STUDNIČKA[1], welche ein ähnliches Verhalten in der Chorda von Aallarven darstellt.

Die Umwandlung von Protoplasma in Grundsubstanz ist bekanntlich zuerst von M. SCHULTZE[2] und E. BRÜCKE[3] nachdrücklich betont worden. Ersterer hat die konzentrischen Ringe um die Knorpelzellen, welche er bereits besonders schön im Kopfknorpel der *Myxine* sah, sowie die Knorpelkapsel auf diese teilweise Umwandlung von Protoplasma zurückgeführt.

Auch BEALE[4] vertrat diese Ansicht, unabhängig von den deutschen Autoren, indem er seine »Keimsubstanz« (Protoplasma) sich in die »geformte Substanz« (Intercellularsubstanz) umwandeln läßt. Speziell im Knorpel[5] beschreibt er zwischen den normalen rundlichen Zellen solche von halbmondförmiger oder unregelmäßig knorriger Gestalt, welche ganz unmerklich übergehen in Grundsubstanz. Diese Umwandlung in die durchscheinende, mit Karmin nicht färbbare Masse, kann auch mitten im Protoplasma einer Zelle beginnen und zuletzt schwindet der letzte Rest, oder es deuten nur wenige Körnchen, um welche die Grundsubstanz eine konzentrische Schichtung zeigt, auf die stattgehabte Umwandlung von »Keimsubstanzen«.

Ohne hier näher auf die ungemein verwickelte Geschichte der Anschauungen über Knorpelgrundsubstanzbildung eingehen zu wollen, erinnere ich nur daran, daß HENLE und REICHERT der Auffassung dieser Autoren ziemlich schroff entgegentraten; besonders letzterer[6] hält daran fest, daß die Grundsubstanz in ursprünglich flüssiger Form aus den Zellen ausgeschieden werde. Dabei beruft er sich auf die hauptsächlich bei Selachiern erhobene Tatsache, daß entfernt von den Zellen eine Vermehrung der Grundsubstanz eintrete, und daß diese Zunahme eine sehr beträchtliche sein kann, während gleichzeitig auch die Knorpelzellen enorm an Größe zunehmen.

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903.

[2] Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1861.

[3] Die Elementarorganismen. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Bd. XLIV. II. Abth. 1861. S. 381.

[4] On the structure and growth of the tissues. Arch. of med. Vol. II. 1861. Sect. VI. — Deutsche Übersetzung von V. CARUS. Leipzig 1862. S. 122 uf.

[5] On the formation of the so called intercellular substance of cartilage and of its relation to the so called cells, with observations upon the process of ossification. Quart. Journ. micr. sc. N. S. Vol. III. 1863. Transact. N. S. Vol. XI. p. 95—104.

[6] Über die neueren Reformen in der Zellenlehre. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1863. S. 125 u.f.

Reichert wußte damals allerdings noch nicht, daß gerade die Selachier einen Modus der Knorpelentwicklung zeigen, der von dem bei den meisten übrigen Wirbeltieren abweicht. Bei den letzteren kann einem die Rolle, welche direkte Zell- d. h. Protoplasmaumwandlungen in der Grundsubstanzbildung spielen, nicht entgehen; anderseits ist aber auch das Vorkommen und die Bedeutung gewisser Abscheidungsvorgänge hierbei nicht zu verkennen.

R. Heidenhain[1] beschreibt im Schwertfortsatz von Kaninchen und Meerschweinchen, in älteren Rippenknorpeln usw. kleine Zellen mit mächtigen geschichteten »Kapseln«, die er als Beweis für eine Umwandlung des Zellkörpers in Grundsubstanz auffaßt.

Die Umwandlung ganzer Knorpelzellen in elastische Substanz hat schon Donders[2] erwähnt. Zweifellos nachgewiesen und auch bildlich dargestellt wurde dieselbe später von Deutschmann[3] und L. Gerlach[4]. Ersterer fand umgewandelte Knorpelzellen, deren Kapsel und Protoplasma feinkörnig war; diese Körnung setzte sich in die umgebende, hyaline Substanz fort; der Kern schien an sehr vielen Zellen zu fehlen. Wie Gerlach betont, wandeln sich solche Zellen nach Schwinden ihres Kerns vollkommen in elastische Fasermasse um.

Bilder, welche an die chondromucoide Metamorphose der Zellen im *Myxine*-Knorpel erinnern, hat Fromman[5] im Knorpel vom Salamander beschrieben.

Daß bei der ersten Knorpelentwicklung ganze Zellen in Grundsubstanz umgewandelt werden, hat bereits Vogelpoel[6] vermutet; er hielt es für möglich, daß die interterritorialen Zwickel aus zugrunde gegangenen Embryonalzellen entstehen, da im Embryo, wie sich Vogelpoel ausdrückt, keine Grundsubstanz vorhanden ist, und aus Hartings Untersuchungen hervorgeht, daß die Zahl der Zellen im entwickelten Knorpel viel kleiner ist als im embryonalen.

Daß bei der Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von *Ammocoetes* schon frühzeitig ganze Zellen in Grundsubstanz umgewandelt werden können, habe ich[7] zuerst erwähnt und später[8] näher ausgeführt. Wenn die sog. Intercalarzellen verschwinden und die oxyphile, prochondrale Substanz in die chondromucoide protochondrale sich umwandelt, sieht man an Stelle mancher Intercalarzellen verbreiterte, zwickelartige Ansammlungen von Intercellularsubstanz, welche nach Lage und Anordnung als aus solchen in toto zu Grundsubstanz umgewandelten Zellen hervorgegangen aufgefaßt werden müssen.

---

[1] Zur Kenntnis des hyalinen Knorpels. Studien des physiol. Inst. Breslau. II. H. 1863.

[2] Form, Mischung und Funktion der elementären Gewebeteile im Zusammenhang mit ihrer Genese. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851. S. 358.

[3] Über die Entwicklung der elastischen Fasern im Netzknorpel. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1873. S. 738.

[4] Über die Anlage und die Entwicklung des elastischen Gewebes. Morphol. Jahrb. IV. Bd. 1878. Suppl. S. 87—116.

[5] Über die Struktur der Knorpelzellen von *Salamandra maculata*. Sitzber. d. Jenaschen Ges. 24. Jan. 1879. S. 17.

[6] Over kern- en celdeeling. Onderzoek. Physiol. Laborat. te Leiden. V. 1879. S. 154.

[7] Der feinere Bau und die Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von *Petromyzon* und *Ammocoetes*. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901. S. 22.

[8] l. c. diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 131.

Für das ausgebildete Knorpelgewebe hat Spina[1] nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die Knorpelgrundsubstanz nicht nur durch »chondrogene Metamorphose der Zelloberflächen«, sondern auch durch eine solche Umwandlung ganzer Zellen oder ganzer Zellenkomplexe gebildet wird. »Diese Zellen zeigen eine eigentümliche Trübung des Zellleibes, verschwommene Konturierung des Zellkerns und nehmen immer mehr die optischen Eigenschaften der Grundsubstanz an. In demselben Maße nimmt ihre Färbbarkeit mit Eosin ab und die mit Hämatoxylin zu. Es entstehen dann zellenlose Partien im Knorpel, welche sich nicht in Zellterritorien zerlegen lassen. Flesch[2] und Solger[3], welcher letztere dem Untergang von Zellen im Innern sog. permanenter Knorpel ein eignes Kapitel gewidmet hat, konnten lediglich eben nur diesen Untergang feststellen; Solger stellt eine Beteiligung dieser zugrunde gehenden Zellen am Aufbau der Intercellularsubstanz geradezu in Abrede, obwohl man sich schwer vorstellen kann, wie Kern- und Protoplasmakörper einer Zelle spurlos verschwinden sollen.

In neuester Zeit hat F. C. Hansen[4] eine Darstellung der Knorpelgrundsubstanzbildung gegeben, bei welcher ebenfalls der Umwandlung ganzer Zellen eine große Rolle zugeschrieben wird. »Das Endoplasma (d. i. die fertige Knorpelzelle) kann degenerieren; der Kern zerfällt chromatolytisch und schwindet zuletzt ganz, der Protoplasmakörper scheidet Albumoid- und chondromucoide Substanzen aus, oder verwandelt sich direkt in das, was alles zur Bildung von Bindegewebsfibrillen und ‚Grundsubstanzen‘ verwandt wird. Die ‚Zelle‘ wandelt sich ganz in Fibrillen um.«

Hier ist nicht der Ort, auf die Darstellung, welche Hansen von dieser Fibrillenbildung gibt, einzugehen; ich möchte nur bemerken, daß manche der sonderbaren Bilder dieses Autors (z. B. Fig. 13) sehr an die von mir beschriebenen Metamorphosen der Zellen im harten *Myxine*-Knorpel (z. B. Fig. 11) erinnern. Diese Bilder haben aber nichts mit der typischen Grundsubstanzbildung zu tun; so scheint es mir auch besonders mit den von Hansen als extracellulären Centren der Fibrillenbildung, seinen sog. fibrillogenen Sternen der Fall zu sein, die viel mehr an Reste noch nicht vollkommen metamorphosierter Zellen erinnern.

Studnička[5] nimmt ebenfalls auch im fertigen hyalinen Knorpel eine Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz an.

---

[1] Untersuchungen über die Bildung der Knorpelgrundsubstanz. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXXI. 1880. S. 32 u.f.

[2] Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg 1880. S. 65.

[3] Über Rückbildungserscheinungen usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893. S. 657.

[4] Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. S. 417.

[5] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 325.

Wie im vorstehenden gezeigt wurde, findet eine Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz zweifellos und in größerem Ausmaße im harten Knorpel von *Myxine* statt, jedoch nur neben der typischen Grundsubstanzbildung, bei der die Zellen selbst erhalten bleiben und an Größe zunehmen. Anderseits muß ich betonen, daß ich hier das Vorkommen nackter, wohlerhaltener Kerne, die rings von Grundsubstanz umschlossen wären — welches von manchen Autoren z. B. Deutschmann[1], Flesch[2] u. a. erwähnt wird — nicht beobachten konnte, womit ich diese Möglichkeit nicht auch für andre Knorpel in Abrede stellen will. Doch scheinen mir bei einer solchen Deutung Bilder zur Vorsicht zu mahnen, wie ich sie gelegentlich bei *Myxine* sah, wo ein Zellrest von der Größe eines Kernes und der Färbbarkeit desselben in einem interterritorialen Felde der Grundsubstanz, das durch Umwandlung eines Zellhofes samt Kapsel in der oben geschilderten Weise entstanden war, eingeschlossen erschien (Fig 14 *ZR*). Es ist dies ein Bild, das mit der Fig. 7, Taf. IV von Flesch große Ähnlichkeit besitzt.

Im vorstehenden wurde gezeigt, daß das harte Knorpelgewebe von *Myxine* eine sehr deutliche territoriale Gliederung besitzt, die teils unmittelbar wahrgenommen werden kann, teils bei Anwendung verschiedener Färbemethoden hervortritt.

Es ist nun von Interesse zu untersuchen, in wie weit sich diese territoriale Gliederung mit jener grundsubstanzreicher Knorpel höherer Tiere vergleichen läßt, die man seit Mörner bekanntlich in Beziehung zu bringen gesucht hat mit einer bestimmten Lokalisation der verschiedenen chemischen Stoffe, welche durch die eingehenden Untersuchungen der neueren Zeit als charakteristisch für das Knorpelgewebe erkannt worden sind.

Um einen solchen Vergleich mit Erfolg durchzuführen, müßte man allerdings in erster Linie eine chemische Untersuchung des harten *Myxine*-Knorpels vornehmen, die bis heute leider nicht vorliegt. Immerhin möchte ich hier noch einige Beobachtungen über das chemische Verhalten dieses Knorpels, soweit ich solche an meinen in Alkohol konservierten und an anders behandeltem Material machen konnte, mitteilen und daran einige Bemerkungen über die Bildungsvorgänge im harten *Myxine*-Knorpel knüpfen.

Die auffallende Festigkeit des harten Knorpelgewebes von *Myxine* wurde schon wiederholt hervorgehoben. Ihr entspricht auch eine große Widerstandsfähigkeit gegen Säuren, eine geringere gegen Alkalien. Stundenlanges Liegen von Schnitten aus Alkohol in konzentrierter Salpetersäure (spez. Gew. 1,4) verändert ihre Form wenig; sie werden nur etwas durchsichtiger und quellen ganz leicht. Wäscht man solche Schnitte sorgfältig aus und färbt sie dann in maximal verdünntem Pikrofuchsin, so findet man, daß sich nur noch vereinzelte äußere Zellhöfe gelb färben, alles andre rot.

---

[1] l. c. S. 740. [2] l. c. S. 65.

Bei längerer Einwirkung der Säure (unter dem Deckglas in der feuchten Kammer) färbt sich der Knorpel grünlich, welche Farbe beim Auswaschen in lebhaftes Gelb (Xanthoproteïnsäurereaktion) übergeht.

Erst nach 20—24stündigem Liegen in der feuchten Kammer treten Lösungserscheinungen ein, welche für das Verständnis des feineren Aufbaues dieses Knorpels von Interesse sind. Die Kapsel und die inneren Höfe blättern sich ab und zwischen diesen feinen Blättern treten kugelige Vacuolen in radiärer Anordnung auf; letzteres ist auch in der interterritorialen Substanz der Fall, so daß in gewissen Stadien die Zellhöfe oder Territorien wie durch Intercellularbrücken verbunden erscheinen. Die Vacuolen können stark an Größe zunehmen und die ganze Masse bekommt ein grobschaumiges Aussehen; am längsten widerstehen die äußeren Zellhöfe. Wäscht man einen solchen Schnitt gut aus und setzt unter dem Mikroskop schwache (0,1%ige) Natronlauge zu, so löst sich der ganze Rest zu einer orangerot gefärbten formlosen Masse auf.

Noch instruktiver gestaltet sich die Einwirkung starker Chromsäure. Der Versuch wurde in der Weise gemacht, daß die Schnitte abwechselnd, wie es Mörner empfohlen, in 30%ige Chromsäure und in Wasser getaucht wurden oder daß unter dem Deckglas die Chromsäure von Zeit zu Zeit durch Wasser ersetzt wurde. Nach etwa 5—10 Minuten tritt um die meisten Zellen der innere Zellhof außerordentlich scharf abgegrenzt hervor, so daß er wie eine sehr dicke Kapsel erscheint, etwa in der Ausdehnung wie an einem Pikrofuchsinpräparat (Fig. 4 $K + IH$). Gleichzeitig kann man an den dünnen Schnitträndern ein allmähliches Aufquellen der Grundsubstanz sehen.

Bei weiterer Einwirkung treten stärkere Quellungs- und Lösungserscheinungen an den inneren Zellhöfen auf, wobei die lamelläre Struktur der letzteren ungemein scharf hervortritt, so daß man die Lamellen leicht zählen kann. Ihre Anzahl beträgt in den breiteren Höfen in der Regel fünf bis zehn, was bei der oben angegebenen

Breite der inneren Zellhöfe eine Dicke von etwa 0,1—0,3 μ für die einzelnen Lamellen ergeben würde. Bei noch weiterer Einwirkung werden um einzelne Zellhöhlen deutliche und ungemein zierliche radiäre Streifungen sichtbar, welche einigermaßen an das keratoide Silberbild von FLESCH[1] erinnern und Kapsel wie Lamellen des inneren Zellhofes wie von feinsten radiären Kanälchen oder Strichelchen durchsetzt erscheinen lassen. Auch über die äußeren Zellhöfe bis an die interterritoriale Substanz setzen sich die radiären Streifungen fort, so daß schließlich ein ähnliches Bild entsteht, wie es FLESCH[2] als »radiäre Zerklüftung« nach Silberbehandlung abgebildet hat, nur daß im *Myxine*-Knorpel die radiären Streifen von konzentrischen Lamellen durchschnitten werden (Fig. 47).

Wäscht man in diesem Stadium den Schnitt gut aus, so verschwindet die radiäre Streifung nach einiger Zeit größtenteils wieder, aber die inneren Zellhöfe bleiben gelockert, d. h. aufgeblättert. Dabei findet man da und dort die innerste dieser Lamellen, d. i. die Kapsel, von der Innenwand der Zellhöhle vollkommen abgelöst und in enge, am optischen Durchschnitt krausenförmige Falten gelegt, was wohl als ein Ausdruck stärkerer Quellbarkeit dieser Lage betrachtet werden muß.

Durch diese Isolation der Kapsel wird ihre Bedeutung als selbständige Schicht am besten erwiesen. An Schnitten aus Formol, an denen die inneren Zellhöfe bei der Chromsäurebehandlung besonders scharf begrenzt hervortreten, können auch diese Zellhöfe sich von den starren Ringen der äußeren loslösen und man findet dann den inneren Zellhof unregelmäßig gefaltet innerhalb des äußeren gelegen.

Das Auftreten der Streifensysteme zwischen den Zellen, welches nicht bei jedem Versuch, sondern mehr gelegentlich zur Beobachtung kommt, das ich aber auch bei Einwirkung andrer Reagentien, z. B. einer etwa 30%igen Essigsäure, die 5% Kaliumferrocyanid enthält, zustande kommen sah, ist deshalb von Interesse, weil es zeigt, daß solche Trugbilder auch in Knorpeln ohne nachweisbare fibrilläre Struktur entstehen können. Es handelt sich da wahrscheinlich um orientierte Quellungserscheinungen, durch welche radiär zur Zelle rippenartige Erhebungen der erweichten Grundsubstanz entstehen, die dann Fasern oder Kanälchen vortäuschen können. Bei genügend lange fortgesetzter Einwirkung der Chromsäure, was bei 15—20 μ dicken Schnitten immerhin 2—3 Stunden beträgt, gehen endlich die

---

[1] Untersuchungen, l. c. Taf. V, Fig. 2.

[2] Ebendort, Taf. III, Fig. 1.

Kapseln und inneren Zellhöfe in Lösung und es bleibt nur ein breites Balkenwerk mit scharfrandigen Lücken zurück (Fig. 48), welche in Form und Größe den inneren Zellhöfen entsprechen. Die äußere Zone des Knorpels widersteht am längsten, die mittlere Partie und die oberflächliche Appositionszone lösen sich zuerst.

In dem zurückbleibenden Balkenwerk kann man da und dort den Umriß einer verdämmernden Zelle wahrnehmen (Fig. 48 *VZ*), ein Beweis, daß sie sich schon in die schwer lösliche Grundsubstanz umgewandelt hat. Vor der gänzlichen Auflösung des Balkenwerks kommt es besonders dort, wo die interterritoriale Substanz größere Zwickel bildet, zur Lösung dieser letzteren, so daß die äußeren Zellhöfe, welche der Einwirkung am längsten widerstehen, teilweise vollkommen isoliert werden.

Auffallend widerstandsfähig ist der harte Knorpel gegen Salzsäure. Digeriert man Schnitte aus Alkohol 14 Tage bei 40° C. in einer $^1/_8\,^0/_0$igen Salzsäure, so erscheint ihre Färbbarkeit mit stark verdünnter Pikrofuchsinlösung fast unverändert, nur scheint die interterritoriale Substanz deutlicher rotgefärbt hervorzutreten. Setzt man zu solchen Schnitten $5\,^0/_0$ Natronlauge zu, so quellen sie etwas auf und zeigen ungemein deutlich die konzentrische Schichtung der Höfe; dieselben erscheinen fast bis an die interterritoriale Substanz in immer dünnere, endlich kaum mehr wahrnehmbare Lamellen zerlegt. Nach etwa 24stündiger Einwirkung der Lauge unter dem Deckglas löst sich der Schnitt bis auf die glänzenden Ringe der äußeren Zellhöfe, welche auf den ersten Blick für isolierte Kapseln gehalten werden könnten.

$25\,^0/_0$ige Salzsäure verändert die Schnitte auch bei zweitägiger Einwirkung nicht wesentlich; ja selbst konzentrierte Säure (spez. Gewicht 1,19) vermag sie (unbedeckt, im hohlen Objektträger) nach mehrtägiger Einwirkung nicht zu lösen. Erst durch wochenlanges Liegen oder wiederholtes Aufkochen in der konzentrierten Säure gelingt die Lösung der Intercellularsubstanz; bevor diese eintritt, bleibt ein stark lichtbrechendes, dünnwandiges Alveolenwerk zurück, das hauptsächlich aus den äußeren Zellhöfen besteht.

Geringer ist die Widerstandsfähigkeit gegen Natronlauge.

Digerieren dünner Schnitte in $^1/_{10}\,^0/_0$iger Lauge bei 40° C. durch 3 Tage verändert die Schnitte nicht wesentlich, nur verlieren sie jegliche Färbbarkeit mit Pikrinsäure, d. h. sie färben sich in stark verdünntem Pikrofuchsin stark und gleichmäßig rot. Dasselbe ist der Fall, wenn man Schnitte kurz mit $40\,^0/_0$iger Lauge aufkocht, was sie gut vertragen. Hingegen scheint wiederholtes Aufkochen in 5 %iger Lauge die Pikrophilie zu erhöhen. Die Intercellularsubstanz quillt etwas auf und die Lamellen der inneren Höfe lockern sich etwas. Färbt man solche Schnitte nach sorgfältigem Auswaschen mit Wasser in stark verdünntem Pikrofuchsin, so erscheint der rot färbbare Hof um viele Zellen schmaler, um manche fehlt er ganz, während der äußere Zellhof sich besonders leuchtend gelb färbt und auch die dünnen interterritorialen Scheidewände lebhaft rot gefärbt hervortreten.

Längeres Liegen in 5 %iger oder stärkerer Lauge führt allmählich (in 20—24 Stunden) zur Lösung der Kapsel und des inneren Zellhofes, nachdem die konzentrischen Lamellen des letzteren besonders scharf hervorgetreten sind. Die äußeren Höfe bleiben im Zusammenhang erhalten, zeigen nun aber auch eine Zerlegung in konzentrische Blätter (Fig. 49 *A*, *AH*), welche wie fein radiär gestrichelt erscheinen. Bevor die äußeren Höfe in Lösung gehen, löst sich auch die interterritoriale Substanz, so daß man vollkommen isolierte Zellhöfe leicht erhalten kann (Fig. 49); daß dies die äußeren sind, erkennt man an ihrer polyedrischen Form und den manchmal anhaftenden Resten der interterritorialen Substanz (Fig. 49 *A*, *IT*).

Sclerosierende Zellterritorien, d. h. solche, die durch Verdämmern sich in Grundsubstanz umwandeln, verhalten sich bei der Isolation durch Natronlauge in toto wie die äußeren Zellhöfe (Fig. 49 *B*).

Mit MILLONS Reagens, besonders schön mit dem nach der Angabe von MAGNUS[1] hergestellten, tritt an den harten Knorpelschnitten zunächst eine sehr deutliche Rotbraunfärbung der oberflächlichen Appositionszone und der interterritorialen Substanz, besonders der Zwickel, ein. Bei leichtem Erwärmen färbt sich aber auch die Kapsel und der innere Zellhof deutlich, während die äußeren Zellhöfe nahezu farblos bleiben. Die Reaktion gelingt besser an in Formol fixierten Objekten als an längere Zeit in Alkohol gelegenen.

Verdauung in 5 %igem doppeltkohlensauren Natron, dem Pancreatin (GRÜBLER)[2] zugesetzt wird, bewirkt nach 18 Stunden eine Lösung jener zarten Lamellen pikrophiler Substanz in den inneren Zellhöfen, welche sich im Übergangsteil zu den äußeren befinden. Färbt man solche Schnitte in maximal verdünntem Pikrofuchsin, so färben sie sich im ganzen viel stärker rot als gewöhnliche, indem die rot färbbaren Höfe auf Kosten der äußeren an Breite zugenommen haben, die nur mehr ganz schmale Ringe darstellen. Auch drei Tage lang fortgesetzte Verdauung hat keinen andern Erfolg. An $1^1/_2$ Monate lang im Brutofen verdauten Schnitten treten bei Färbung in stark verdünntem Eosin-Methylenblaugemisch nur die Kapseln vollkommen isoliert, blau gefärbt, hervor, während die übrige Grundsubstanz nahezu farblos bleibt.

---

[1] Encyklopädie d. mikr. Technik von KRAUSE u. a. I. Bd. S. 186.

[2] 5 % Natrium bicarb. 100 + Pancreatin (GRÜBLER); vgl. FLINT, Arch. f. Anat. Phys. 1903. S. 64.

Kochen der Schnitte im zugeschmolzenen Glasrohr bei 110 bis 120°[1] verändert dieselben nach 3stündiger Dauer nicht wesentlich, doch erscheint das Perichondrium gelöst. Nach $5^1/_2$stündiger Dauer erscheint die Intercellularsubstanz vollkommen gelöst. Bevor diese Lösung eintritt, sieht man, ähnlich wie bei der Chromsäurewirkung, eine Lösung der Kapseln und inneren Zellhöfe, so daß ein aus den äußeren und der spärlichen Interterritorialsubstanz gebildetes Balken- oder Alveolenwerk länger widersteht. Gibt nur stellenweise gute Bilder.

Zum Schluß noch einige Worte über den Einfluß der Vorbehandlung auf das färberische Verhalten des harten Knorpels.

Wie wiederholt hervorgehoben wurde, ist der Umstand sehr eigentümlich, daß der harte Knorpel, obwohl seine Kapseln und inneren Zellhöfe, teilweise auch die interterritoriale Substanz, eine gewisse Basophilie zeigen, sich fast ganz ablehnend gegen die charakteristischen Knorpelfärbemittel Thionin, Safranin, Toluidin u. a. verhält.

Dies bezieht sich jedoch nur auf den in Alkohol konservierten, also chemisch möglichst wenig veränderten Knorpel. Allerdings muß ich die Frage offen lassen, ob nicht sorgfältig in absolutem Alkohol fixierter Knorpel andre Färbungsergebnisse zeigen würde, als der den ganzen in Alkohol konservierten Tieren entnommene, wie er mir zur Verfügung stand.

Schnitte von in MÜLLERscher Flüssigkeit gehärtetem Knorpel geben in stark verdünntem Thionin oder Safranin eine diffuse rotviolette bzw. gelbe, metachromatische Färbung, die bis ans Perichondrium reicht und nur um die Zellhöhlen etwas stärker erscheint. Ja die Gelbfärbung mit Safranin erscheint im harten Knorpel sogar stärker als im weichen, der doch, wie bekannt, reich an Chondromucoid ist.

---

[1] Die Schnitte wurden von Zeit zu Zeit kontrolliert, indem das horizontal gelagerte Glasrohr so gedreht wurde, daß die an der oberen Wand flach anklebenden Schnitte unter dem Mikroskop betrachtet werden konnten.

Allerdings entzieht Alkohol und Nelkenöl dem harten Knorpel alle Färbung, während sie im weichen und in den degenerierenden Zellen des harten (ohne Metachromasie) erhalten bleibt. An Schnitten aus Formalin gibt maximal verdünnte Thioninlösung eine sehr schöne Gliederung der Intercellularsubstanz, welche vollkommen mit der durch andre Färbungen erzielten übereinstimmt. Die Kapsel färbt sich metachromatisch heliotrop, ebenso die zarten konzentrischen Zwischenlagen (Lamellen) des inneren Zellhofes, so daß dieser bei schwacher Vergrößerung auch heliotrop erscheint, während der äußere Zellhof farblos bleibt, bei starker Vergrößerung oft aber noch dünnste, nicht meßbare Schichten der basophilen Substanz, ebenfalls metachromatisch gefärbt erkennen läßt. Stark gefärbt erscheint auch die interterritoriale Substanz und die Zwickel, am stärksten die in chondromucoider Metamorphose befindlichen Zellen. Eine ähnliche metachromatische Färbung gibt Toluidinblau. Steigert man die Basicität der Farbe durch eine Spur Ammoniak, so färbt sich die ganze Intercellularsubstanz, die äußeren Zellhöfe allerdings am schwächsten.

Setzt man dagegen die Basicität durch schwachen Säurezusatz herunter — ich verwendete einen Tropfen des sauren Toluidinblau von LUNDVALL[1] auf 10 ccm Wasser —, so färben sich ausschließlich die degenerierenden Zellen und der weiche Knorpel. Diese Präparate sind deshalb sehr instruktiv, weil sie an der verschiedenen Intensität der Färbung die verschiedenen Stadien der Metamorphose der Zellen erkennen lassen. Wo bereits viele Kügelchen von harter (metachondraler) Substanz gebildet sind, stellt die chondromucoide zwischen derselben ein immer zarter werdendes, schwächer färbbares Netzwerk dar, das zuletzt eben ganz verschwindet. In maximal verdünntem Methylenblau färbt sich die Kapsel stark und behält diese Färbung auch bei nachfolgender Färbung in Pikrofuchsin; man erhält dann Kapsel blau, inneren Zellhof rot, äußeren gelb, Interterritorialsubstanz rot.

Überblickt man die im Vorstehenden aufgeführten Tatsachen, so kann einem die auffallende Ähnlichkeit zwischen der territorialen Gliederung des harten *Myxine*-Knorpels und der gewisser typischer

---

[1] $^1/_2$%ige Lösung von Toluidin in 70%igem Alkohol, der 1% Salzsäure enthält (Anat. Anz. Bd. XXV. 1904. S. 221).

Hyalinknorpel der Säugetiere, wie sie durch die neueren Untersuchungen von Mörner[1], Hammar[2], Terrazas[3], Hansen[4], Morawitz[5] u. a. bekannt geworden ist, nicht entgehen.

Ganz allgemein habe ich diese Analogie schon anzudeuten versucht, indem ich das Balkenwerk von Mörner mit der primären Kittsubstanz, d. i. der interterritorialen Substanz, die Chondrinballen Mörners mit der sog. Kapselsubstanz, d. i. Kapsel + Zellhof in Parallele stellte[6].

Im einzelnen lassen sich jetzt diese Analogien noch schärfer zum Ausdruck bringen, anderseits ergaben sich anscheinend wesentliche Unterschiede, zu deren befriedigender Erklärung weitere Untersuchungen des Hyalinknorpels nötig sind.

Im *Myxine*-Knorpel sieht man, wie Hansen es im Hyalinknorpel beschreibt, unmittelbar um die Zelle eine stark basophile Zone (Kapsel), um diese eine schwächer basophile bzw. schwach oxyphile (innerer Zellhof). Beide zusammen lösen sich bei der Behandlung mit Säuren und Alkalien usw. früher als ein dieselben in seinen Lücken einschließendes Balkenwerk, wie dies Mörner und Morawitz von den Chondrinballen gezeigt haben. Somit darf man wohl die basophile Kapsel und den inneren Zellhof des harten *Myxine*-Knorpels mit den Chondrinballen homologisieren.

Dagegen spricht jedoch scheinbar der Umstand, daß sich nach Morawitz die Chondrinballen mit Millons Reagens nicht färben, während sich im harten *Myxine*-Knorpel Kapsel und innerer Zellhof wenigstens stellenweise deutlich färben. Der Behauptung von Morawitz steht allerdings die Angabe von Mörner gegenüber, daß auch das Chondromucoid bei dieser Behandlung eine deutliche Rotfärbung zeigen soll.

Das Balkenwerk jedoch, welches bei den Lösungsversuchen im *Myxine*-Knorpel zurückbleibt, ist viel breiter als das Netzwerk der interterritorialen Substanz, kann also dieser nicht gleichgesetzt werden; es umfaßt vielmehr interterritoriale Substanz + äußere Zellhöfe. Während das Balkenwerk der von den Autoren zumeist untersuchten

---

[1] Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XII. 1888. S. 396. — Skandinav. Arch. f. Phys. Bd. I. 1889. S. 210.

[2] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. S. 813.

[3] Rivista trimestral micrograf. Madrid. Vol. I. 1896.

[4] l. c. und Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. S. 417.

[5] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902. S. 66.

[6] Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. S. 179.

Tracheal-, Kehlkopf- und Rippenknorpel der Hauptsache nach aus Collagen (maskiertem und unmaskiertem) besteht, in älteren Knorpeln aber auch vorzugsweise das Albumoid enthalten soll, spielt, wie wir gesehen haben, in der interterritorialen Substanz des harten *Myxine*-Knorpels das Collagen nur eine untergeordnete Rolle; dasselbe läßt sich histogenetisch wohl in der subperichondralen Lage nachweisen, die stärker entwickelten interterritorialen Scheidewände und Zwickel im Innern des Knorpels gehen jedoch größtenteils aus umgewandelten Zellen und Zellterritorien hervor.

Diese interterritoriale Substanz schließt auch, wie ich gezeigt habe, stets Zellen in verschiedenen Stadien ihrer Umwandlung ein, während nach Mörner, Daneo[1] u. a. in den Zügen des Balkennetzes keine einzige Zelle wahrzunehmen sei.

Diese Behauptung trifft aber nur für einzelne Partien des Balkennetzes zu, wo dasselbe, wie ich im Rippenknorpel sehe, dann auch nur ganz schmale Scheidewände mit zwickelartigen Verbreiterungen zwischen drei und mehr aneinander stoßenden Zellterritorien bildet. An andern Stellen, wo dieses Balkennetz zu breiteren Zügen entwickelt ist, erhält es, wie in Rippen- und andern hyalinen Knorpeln leicht nachgewiesen werden kann, ebenfalls reichlichen Zuschuß von seite in Grundsubstanz sich umwandelnder Zellen und Zellbezirke, so daß man hier, ganz wie im harten *Myxine*-Knorpel, Zellen in verschiedenen Stadien der Umwandlung im Balkennetz eingeschlossen finden kann.

Bleibt noch das Albumoid. Faßt man dieses als den schwer löslichen Eiweißkörper im Knorpel auf, so muß man dasselbe, nach den angeführten Versuchsergebnissen in die äußeren Zellhöfe des *Myxine*-Knorpels verlegen. Dieses Albumoid bliebe demnach hier räumlich getrennt von der eigentlichen interterritorialen Substanz, mit der zusammen es jedoch bei Einwirkung von Säuren oder beim Kochen als Analogon des Balkennetzes höherer Knorpel zurückbleibt. Das Balkennetz, welches Mörner und Morawitz durch Säure- und Laugenbehandlung isoliert haben, ist jedoch wahrscheinlich auch nichts Einheitliches, etwa ausschließlich die interterritoriale Substanz. Denn schon durch die ältesten Lösungsversuche, welche am Knorpelgewebe angestellt wurden (Donders[2], Hoppe[3], Virchow[4], Fürstenberg[5];

---

[1] Gazetta med. di Torino. A. XLIII. 1892. p. 821.

[2] Holländ. Beitr. von Deen, Donders und Moleschott, H. 1 und 2, 1846 und 1847. [3] Virchows Arch. Bd. V. 1853. S. 176. [4] Ebendort, S. 432.

[5] Müllers Arch. 1857. S. 5.

vgl. auch Rollett[1]) wissen wir, daß sich die »Knorpelkapseln« isolieren lassen. Diese Kapseln entsprechen aber nicht dem, was ich als Knorpelkapsel bezeichne, sondern offenbar meinen äußeren Zellhöfen, denn Rollett bemerkt an der angeführten Stelle ausdrücklich, daß verdünnte Schwefelsäure, konzentrierte Salzsäure, anhaltendes Kochen zuerst die Zellhöfe, das ist Kapsel + innerem Zellhof (Chondrinballen), lösen, während die Kapseln, d. h. die äußeren Zellhöfe, am längsten widerstehen. Dies ist nur erklärlich, wenn sich die Kittsubstanz zwischen den »Kapseln«, d. i. die interterritoriale Substanz, früher löst.

Dies ist ja auch der Fall und wurde dieselbe daher von vielen älteren Autoren übersehen und das Knorpelgewebe daher auch nur aus Kapseln zusammengesetzt aufgefaßt. Kölliker[2] hat aber darauf hingewiesen, daß bei diesen Lösungsversuchen in vielen Fällen zwischen den einzelnen Zellgebieten eine Zwischensubstanz zurückbleibt, wie ich dies bei der Behandlung des harten *Myxine*-Knorpels mit Natronlauge gezeigt habe (Fig. 49 *A*, *IT*).

Ich glaube daher, daß in jenen Fällen, in welchen ein Balkennetz isoliert wird, dieses ebenfalls aus der eigentlichen interterritorialen Substanz und den äußeren Zellhöfen besteht. Möglicherweise sind die farblosen Ringe von »achromatischer Substanz«, welche Morawitz zwischen Chondrinballen und Balkennetz beschrieben hat, und die sich mit Millons Reagens ebenfalls nicht färben, diesen äußeren Zellhöfen zu vergleichen, wenngleich ersteren die charakteristische Pikrophilie der letzteren fehlt.

Besonders an jenen Stellen, wo das Balkennetz im Rippenknorpel die erwähnten zarten Scheidewände bildet und durch die »farblosen Ringe« von Morawitz von den Chondrinballen getrennt wird, ist die Analogie eine vollkommene, so daß kaum eine andre als die versuchte Deutung möglich ist.

Bevor ich aus dem im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen einige allgemeinere Schlüsse auf die Entwicklung und das Wachstum des Knorpelgewebes ziehe, muß ich noch kurz auf das harte Knorpelgewebe der Petromyzonten zurückkommen. Wie ich am Eingange dieser Mitteilungen erwähnte, habe ich dieses Objekt einer neuerlichen Untersuchung unterzogen; dazu war ich genötigt, als ich mich von dem normalen Vorhandensein einer basophilen Kapsel im harten *Myxine*-Knorpel überzeugt hatte. Denn einerseits schien es mir nun schwer verständlich, daß *Petromyzon* im Gegensatz zu *Myxine* eine Kapsel von oxyphilem Charakter besitzen sollte, anderseits hatte bereits Studnička, nachdem er in seiner ersten Arbeit[1], wie ich[2], den harten Petromyzontenknorpel dadurch charakterisiert fand, daß Knorpelkapsel und Grundsubstanz sich nicht mit Hämatoxylin, Hämalaun und Methylenblau färben, in den centralen Teilen des Schädelknorpels von *Petromyzon* an der Innenseite der »Knorpelkapsel« eine mit Hämatoxylin blau sich färbende Schicht beschrieben[3], die ich folgerichtig als die eigentliche basophile Kapsel auffassen mußte.

---

[1] Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871. S. 75.

[2] Handbuch der Gewebelehre. 6. Auflage. 1889. I. Bd. S. 113.

Untersuchungen mittels empfindlicherer Methoden haben nun ergeben, daß auch im harten Schädelknorpel von *Ammocoetes* und *Petromyzon* als innerste, die Zellhöhle unmittelbar begrenzende Schicht eine zarte, mit Delafields Hämatoxylingemisch blau färbbare Kapsel nachweisbar ist.

Legt man Schnitte aus Alkoholmaterial auf 24 Stunden in maximal verdünnte Lösungen von Tropäolin oder Metanilgelb, so nehmen sie durch und durch eine gleichmäßige Gelbfärbung an. Färbt man mit Delafields Gemisch nach, so färbt sich im Ohrkapselknorpel von *Ammocoetes* ein zarter innerster Saum der Knorpelhöhlenwand violett.

Derselbe kann deutlich nur dort erkannt werden, wo sich die Zelle losgelöst hat, sonst kann er mit der Rindenzone der Zelle verwechselt und übersehen werden, wie es mir geschehen ist. Man vergleiche übrigens die Fig. 1 und 5, Taf. 30 in der ersten Arbeit Studničkas[4], auf welche sich dieser Autor später[5] berufen hat, als er diese blau färbbare Kapsel beschrieb. Sie ist so dünn, daß er sie nur durch eine scharfe Linie an der Oberfläche des Plasmas dargestellt hat, so daß sie der Unbefangene sicher nur für den Kontur des Zellleibes halten wird.

Diese zarte basophile Kapsel ist auch durch die simultane, progressive Färbung mit Eosin-Methylenblau nachweisbar; mit stark verdünnter Pikrofuchsinlösung färbt sie sich rot, außerdem aber eine sich anschließende Zone des Zellhofes, so daß man an solchen Präparaten breitere Kapseln vor sich zu haben glaubt, als an den früher besprochenen. Will man jedoch die Mitfärbung des Zellhofes bei der Pikrofuchsinfärbung vermeiden, so braucht man nur in der konzentrierten Lösung[1] zu färben; dann erhält man rotgefärbte Kapseln, die vollkommen den mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch oder Methylenblau in der oben angegebenen Weise gefärbten entsprechen.

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 615.

[2] Ebendort. Bd. L. 1897. S. 175 u.f.

[3] Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. S. 286.

[4] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

[5] Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. S. 285.

Was nun die Kapsel im harten Knorpel von *Petromyzon* (*marinus*) anlangt, so muß man hier die großzellige Binnenzone und die kleinzellige Rinde auseinanderhalten.

Während die basophile Kapsel in der ersteren, wo sie STUDNIČKA, wie erwähnt, schon beschrieben hat, verhältnismäßig dick und stark färbbar ist, ist sie in der Rindenzone oft kaum nachweisbar, so daß sie STUDNIČKA[2] gewöhnlich fehlen läßt. In Wirklichkeit fehlt sie jedoch nur an eben erst eingeschlossenen, ganz oberflächlichen Zellen, die noch nicht begonnen haben die chondromucoide Lage um sich abzusondern, oder an Zellen im Wege der Rückbildung (Umwandlung), die hier, wie ich noch zeigen werde, ziemlich zahlreich sind; um die andern, normalen Zellen ist sie stets nachweisbar und färbt sich an Formolmaterial wie im *Myxine*-Knorpel mit Thionin auch metachromatisch.

Was die weitere Gliederung der zwischen den basophilen Kapseln gelegenen intercapsulären Substanz anlangt, so ist dieselbe wegen der großen Zartheit dieser Zwischenwände viel schwerer festzustellen, als beim *Myxine*-Knorpel. Dazu kommt noch — was ich hier wieder besonders betonen möchte —, daß einmal die Gliederung wirklich verschieden sein kann, je nach Alter und Art des Knorpels und daß verschiedene Färbemethoden eine verschiedene Gliederung vortäuschen können.

Schon bei der Besprechung des Schwanzflossenknorpels habe ich[3] auf den ersteren Umstand ausdrücklich hingewiesen und auch erwähnt, daß z. B. saures Orceïn nach UNNA-TÄNZER in den basalen Abschnitten der Flossenstrahlen die Kapselsubstanz färbt, während die von MERK[4] angegebene verdünnte Lösung dieses Orceïns die intercapsuläre Substanz färbt. So habe ich ja auch gezeigt, daß verdünnte und konzentrierte Pikrofuchsinmischung, kurze regressive Färbung mit konzentrierteren ($^1/_2$—$1^0/_0$) Anilinfarben und progressive Färbung mit starken Verdünnungen derselben Lösungen verschiedene Bilder geben, indem sich je nachdem bald die Kapsel allein, bald mit ihr auch der innere Zellhof färbt. So kann man auch im harten Schädelknorpel von *Petromyzon* verschiedene Bilder erhalten, was geradezu verwirrend wirkt, wenn man nicht alle angegebenen Umstände auf das genaueste berücksichtigt.

---

[1] 0,1 Säurefuchsin auf 100 gesättigte, wässerige Pikrinsäure.

[2] Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. S. 286.

[3] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 154 u.f.

[4] Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Bd. CVIII. 1899. S. 341.

Im Ohrkapselknorpel von *Ammocoetes* folgt auf die schmale basophile Kapsel ein breiterer Zellhof, der sich stärker mit Eosin oder mit verdünntem Pikrofuchsin rot färbt; daran schließt sich eine mit Eosin schwach gelbrötlich, mit verdünntem Pikrofuchsin stark gelbgefärbte interterritoriale Substanz.

Es ist nun sehr wichtig, die Bedeutung dieser letzteren richtig zu verstehen. Sie entspricht nicht dem, was ich im *Myxine*-Knorpel als interterritoriale Substanz bezeichnet habe, sondern vielmehr den zusammengeflossenen äußeren Zellhöfen, wie schon ihre Pikrophilie beweist.

An gewissen Stellen und zwar vorwiegend in den peripheren, subperichondralen Partien wird denn auch diese pikrophile Intercapsularsubstanz durch mediane, zarte Scheidewände, welche von der primären Kittsubstanz, in die Bindegewebsfäserchen aufgenommen werden[1] oder von zugrunde gehenden Zellen herrühren, zerlegt und als äußere pikrophile Zellhöfe dem Zellterritorium zugeteilt, während die zarten Scheidewände die eigentliche interterritoriale Substanz darstellen.

An Tangentialschnitten durch diese äußere Zone[2] erhält man daher Bilder, welche vollkommen der territorialen Gliederung des harten *Myxine*-Knorpels entsprechen.

Das Verschwinden der zarten, interterritorialen Scheidewände im Innern des Knorpels erklärt sich durch ihre Umwandlung (Assimilation) in die harte, metachondrale Substanz.

Ähnlich sind die Gliederungsverhältnisse im centralen Teile des Ohrkapselknorpels von *Petromyzon marinus*, nur sind hier die Zellen um ein Mehrfaches größer, und die Intercellularsubstanz bildet im Durchschnitt verhältnismäßig dünne Balken.

Auffallend ist, daß dieser Binnenknorpel der Ohrkapsel, wie übrigens auch die centralen Teile der neuentstandenen harten Schädelknorpel bei starker Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch oder mit dem verdünnten Eosin-Methylenblau, an Formolmaterial auch mit Thionin usw. sich so stark färben, daß man weichen Knorpel vor sich zu haben glaubt. Das hat darin seinen Grund, daß der an die basophile Kapsel sich anschließende Zellhof sich fast so stark wie diese färbt, so daß man, wie bei der Färbung mit verdünntem Pikrofuchsin, dicke Kapseln vor sich zu haben glaubt. Färbt man jedoch nicht zu stark mit DELAFIELDS Gemisch vor, entfärbt das Celloidin kurz mit Salzsäure-Alkohol und färbt dann kurz mit Eosin nach (am Objektträger mit 1%iger Lösung etwa eine Minute, gut mit Alkohol ausziehen), so erhält man um jede Zellhöhle eine feine, stark blau gefärbte Linie (Kapsel), nach außen davon eine breitere, glänzende Zone schwach eosinrot gefärbt, den inneren Zellhof und zwischen diesen Höfen eine fast ungefärbte, schwächer lichtbrechende, mit Pikrofuchsin sich lebhaft gelb färbende Zwischensubstanz. Während diese nun bei den neuentstandenen Schädelknorpeln (Deckplatten, Lippenring, Zungenknorpel usw., keine weiteren Trennungslinien wahrnehmen läßt (außer in der Übergangszone zum Rindenknorpel), glaube ich bei den originären harten Knorpeln in dieser Zwischensubstanz noch zarte Trennungslinien zu sehen, die mit stärkeren Ansammlungen in den Zwickeln, wo mehrere Zellen aneinanderstoßen, zusammenhängen. Dadurch entsteht dieselbe Gliederung, wie im harten *Myxine*-Knorpel, indem auf den inneren ein äußerer, pikrophiler Zellhof folgt und erst zwischen diesen letzteren die zarte interterritoriale Substanz.

---

[1] Man vgl. die Fig. 13 *pK*, Taf. XXVII in meiner ersten Abhandlung (diese Zeitschr. Bd. LXI, 1896).

[2] Man vgl. Fig. 7, Taf. XXVII in meiner ersten Abhandlung (diese Zeitschr. Bd. LXI, 1896).

Die Rindenzone zeigt in sämtlichen harten Schädelknorpeln von *P. marinus* denselben Bau. Die Zellen sind bedeutend kleiner und nicht mehr vieleckig, sondern wie im *Myxine*-Knorpel abgerundet. Die Intercellularsubstanz ist reichlich entwickelt, indem sich um die basophile Kapsel aller Zellen ein innerer und ein äußerer Zellhof finden, wie im *Myxine*-Knorpel; diese Zellhöfe zeigen aber nur schwache Andeutungen einer konzentrischen Schichtung. Dagegen ist zwischen den Zellhöfen die interterritoriale Substanz reichlicher entwickelt, als im harten *Myxine*-Knorpel und schließt meist deutliche, collagene Faserbündel ein, die aus dem Perichondrium direkt aufgenommen werden. Dieselben färben sich teilweise stark mit DELAFIELDS Hämatoxylin, MALLORYS Bindegewebsfärbung, an Formolmaterial auch metachromatisch mit Thionin.

Man kann hier gut ihre allmähliche Auflösung und Umwandlung in die amorphe Interterritorialsubstanz wahrnehmen.

In dieser Rindenzone findet man aber auch eine große Anzahl von Zellen in der Umwandlung zu Grundsubstanz begriffen und zwar meist auf dem Wege des Verdämmerns.

Da diese Zellen fast meist senkrecht zur Oberfläche abgeplattet sind, nimmt man sie am besten an Tangentialschnitten, parallel zur Oberfläche wahr. Oft sind sie nur mehr durch Luftansammlungen sichtbar, welche zwischen der verdämmernden Zelle und der Kapsel auftreten und in Gestalt feiner, zusammenhängender oder unterbrochener Linien den Umfang der Zelle kennzeichnen. Die Kapseln dieser Zellen sind, wie sie selbst, durch ihre mangelhafte oder ganz fehlende Färbbarkeit ausgezeichnet, wie ich dies vom *Myxine*-Knorpel geschildert habe. Aber auch Zellen auf dem Wege der chondromucoiden Metamorphose trifft man an, die dann ganz ähnliche Bilder zeigen, wie ich sie bei *Myxine* beschrieben habe.

Aus dieser Darstellung ergibt sich bei aller Verschiedenheit im einzelnen die prinzipielle Übereinstimmung im territorialen Aufbau des harten Knorpels von *Petromyzon* und *Myxine*; aber auch die zwischen der Rindenschicht des Schädelknorpels von *Petromyzon marinus* und jener harten Knorpelrinde der Flossenstrahlen, in der ich die basophile Kapsel bereits beschrieben habe[1].

Ich hoffe im vorstehenden überzeugend nachgewiesen zu haben, daß eine ziemlich einheitliche Auffassung der mannigfachen Formen des Knorpelgewebes möglich ist, wenn man von der klaren, leicht verständlichen territorialen Gliederung des harten Knorpelgewebes von *Petromyzon* und *Myxine* ausgeht.

Daher kann ich mit HANSEN[2] nicht ganz übereinstimmen, wenn er die Bedeutung der Zellterritorien gegenüber der fibrillären Struktur der Knorpelgrundsubstanz in den Hintergrund zu stellen versucht. Wenn er die Lehre von der Zusammensetzung des Knorpels aus »Zellterritorien« in ihrer gewöhnlichen Auffassung als durchaus irrig bezeichnet, so ist es nötig, diese »gewöhnliche« Auffassung zu kennzeichnen.

Versteht man darunter jene Darstellung, welche die Grundsubstanz lediglich aus »Zellkapseln« hervorgehen läßt, so stimme ich mit HANSEN vollkommen überein, indem ich die Grundsubstanz als ein kontinuierliches Produkt der Zellen betrachte, ganz ähnlich, wie bei andern durch reichliche und festere Intercellularmassen ausgezeichneten Bindesubstanzen. Nirgends aber tritt die Bedeutung der Zelle als plastischer Potenz so klar zutage, wie im Knorpel, wo man jede Zelle als Mittelpunkt einer unter ihrem unmittelbaren Einflusse stehenden Machtsphäre sieht, deren chemischer und physiologischer Charakter an die Intaktheit der Zelle gebunden ist und, wie ich im *Myxine*-Knorpel zeigen konnte, mit dem Aufhören der letzteren ebenfalls verschwindet. Daher wird ein genaues Verständnis der territorialen Gliederung auch wesentlich für das der Bildungs- und Wachstumsvorgänge im Knorpelgewebe sein und es scheint mir bedenklich, wenn Hansen die Knorpelzelle dieser Bedeutung zu entkleiden sucht, indem er es als unnötige Annahme bezeichnet, daß die Stoffe zum Aufbau und zur Ernährung der Grundsubstanz vorher die Knorpelzelle passieren müssen. Er kehrt mit dieser Auffassung zu dem Standpunkte Köllikers[1] zurück, der die Intercellularsubstanz »in entfernter Linie von der alle embryonalen Gewebe tränkenden Ernährungsflüssigkeit« herleitet. Den Aufbau der spezifischen Knorpelgrundsubstanz kann ich mir nur durch die spezifische Tätigkeit der Knorpelzellen denken.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 162.

[2] Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. S. 434, Anm. 1.

Diese Bedeutung der Zellterritorien wird auch durch den von Hansen betonten Umstand, daß sie sekundäre Bildungen sind, nicht beeinträchtigt. Die einfachsten Formen des Knorpelgewebes, sowie die ersten Entwicklungsstadien desselben können aus einer ungegliederten, gleichartigen Grund- oder Intercellularsubstanz bestehen. Die territoriale Gliederung, welche in den meisten grundsubstanzreichen Knorpeln zu sehen ist, tritt aber nicht durch eine sekundäre Veränderung dieser ersten, protochondralen Intercellularsubstanz auf, sondern durch eine weitere, unmittelbare Tätigkeit der Zellen, welche in kontinuierlichem Zusammenhange mit der ersten Grundsubstanz weitere erzeugen, die aber von jener zunächst abgrenzbar bleibt.

Diese territoriale Gliederung kann wieder eine sehr verschiedene sein; im einfachsten Falle erscheinen die Zellen von der protochondralen Grundsubstanz durch einfache, dünne oder dickere Kapseln getrennt. In komplizierteren Fällen kann um die Kapsel ein besonderer Zellhof entstehen, der noch weiter selbst gegliedert sein kann.

Diese Territorien sind auch nicht nur der Ausdruck von chemischen Differenzen, sondern stehen offenbar auch mit der Funktion des Knorpels in genetischem Zusammenhange, ebenso wie die fibrilläre Struktur.

Wie die Verhältnisse im harten *Myxine*-Knorpel, in dem die territoriale Gliederung mangels einer fibrillären Struktur am reinsten zum Ausdruck kommt, erkennen lassen, scheinen sogar physikalische Vorgänge, nämlich Wachstumsdruck und Spannungen in den circumcellulären Schichten, diese chemischen Differenzen zu bedingen. Daher darf man auch durchaus nicht erwarten, daß bei verschiedenen Knorpeln die einzelnen Komponenten der Territorien dieselbe chemische Zusammensetzung haben.

---

[1] Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1889, I. Bd., S. 110 und 1. Aufl., 1858, S. 44.

Für die Anschauungen Hansens war offenbar die Wahl seines ersten Untersuchungsobjektes bestimmend; er hat als Ausgangspunkt seiner eingehenden und vielfach aufklärenden Untersuchungen die Knorpel mit reichlicher Intercellularsubstanz und mehr oder minder deutlicher fibrillärer Struktur gewählt, in denen die Bedeutung der territorialen Gliederung viel schwerer zu erkennen ist. Daher hat Hansen auch sein Hauptaugenmerk auf die Entstehung der Fibrillen gerichtet und die verschiedensten Vorgänge, welche sich an den Knorpelzellen und in der Grundsubstanz abspielen, mit dieser Fibrillenbildung in Zusammenhang gebracht. Auf die Anschauungen, zu welchen Hansen über diesen Punkt gekommen ist, hoffe ich in einer folgenden Mitteilung eingehen zu können.

Die Beobachtung, daß bei der Entwicklung der Zwischenwirbelbandscheiben ästige Zellen unter Verbrauch ihrer Ausläufer zur Grundsubstanzbildung sich zu rundlichen Knorpelzellen umwandeln — eine Tatsache, die mir an andern, z. B. Gelenkknorpeln, bereits bekannt war —, hat Hansen auch veranlaßt, die Knorpelgrundsubstanz ganz allgemein als eine Art von Ektoplasma, die Knorpelzellen als Endoplasma zu bezeichnen.

In dieser Vorstellung sollte, wenn ich Hansen recht verstehe, nur die gewiß wichtige Tatsache zum Ausdruck kommen, daß die Knorpelgrundsubstanz zum Teil umgewandeltes Zellprotoplasma ist und, einmal von der Zelle abgesondert, noch in gewisser Hinsicht selbständige Lebens- und Wachstumserscheinungen zeigen kann, eine Vorstellung, für die auch ich eingetreten bin[1]. Daß Hansen trotz dieser Vorstellung Ausscheidungs- oder Absonderungsvorgängen, welche sich an den Knorpelzellen abspielen, eine wesentliche Bedeutung für die Grundsubstanzbildung zuschreibt, muß aus zahlreichen Stellen seiner Mitteilungen geschlossen werden.

Eine ganz andre und wie ich glaube unhaltbare Auslegung hat Studnička der ganzen Frage zu geben versucht.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

Nachdem auch er in seinen ersten Mitteilungen von einer Ausscheidung der Knorpelgrundsubstanz gesprochen hat, sucht er jetzt[1] die Grundsubstanz des Knorpels ausschließlich als umgewandeltes Zellprotoplasma, als eine einfache Verschmelzung zunächst individualisierter Exoplasmen hinzustellen. Der Knorpelzelle käme nur der Wert einer Endoplasmazelle zu, während erst diese mit der ihr zugehörigen Grundsubstanz, dem Exoplasma, die »Gesamtzelle« darstellen soll.

Eine solche Vorstellung widerspricht meines Erachtens nicht nur dem Begriffe Exoplasma, sondern auch einer Reihe histologischer Tatsachen.

Der Begriff des Endo- und Exoplasmas ist der Protozoenkunde entnommen und bedeutet Exoplasma eine etwas festere Rindenzone des weichen, halbflüssigen Endoplasmas. Beide Substanzen bilden aber ein organisches Ganze und kann das Exoplasma nicht als zusammenhängendes Häutchen isoliert werden, wie dies wohl bei der kapselartigen, die Knorpelzelle unmittelbar umgebenden Grundsubstanzschicht der Fall ist. Allerdings könnte man den Begriff des Exoplasmas dahin erweitern, daß man sagt, dasselbe könne in gewissen Fällen eine festere, formbeständige Konsistenz erreichen, etwa im Sinne der Crusta von F. E. Schulze[2].

Die Änderung des Begriffes Exoplasma darf aber meiner Meinung nach nicht so weit gehen, daß man das Wesentliche dieses Begriffes, den organischen, kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Endoplasma außer acht läßt, mit andern Worten, daß man aus der Crusta eine Pellicula macht. Gegen die Deutung Studničkas, zu der ihn hauptsächlich ein etwas zu schematischer Vergleich der Knorpelkapseln mit den Exoplasmaschichten der Epithel- und Chordazellen geführt zu haben scheint[3], spricht meines Erachtens schon die bekannte, ungemein leichte Loslösbarkeit der abgerundeten Knorpelzellen von ihrer Wandung. Bei echten exoplasmatischen Bildungen, wie es z. B. wohl die Membranen der Chorda- und der blasigen (vesiculösen) Zellen sind, zieht sich das Endoplasma nicht so leicht zurück. Dasselbe ist der Fall, worauf ich besonders hingewiesen habe[1], bei den Zellen des prochondralen Gewebes. Daß hier bei der Bildung der ersten Knorpelgrundsubstanz eine unmittelbare Umwandlung von Zellprotoplasma die Hauptrolle spielt, habe ich schon früher gezeigt, indem ich diese erste Grundsubstanz als eine verdichtete und stärker lichtbrechende Rindenzone des Protoplasmas, also ein Exoplasma, bezeichnete, das »auch fernerhin an den Wachstumserscheinungen und Stoffwechselvorgängen« des Protoplasmas teilnimmt[2]. Wenn ich mich an derselben Stelle wieder mehr für eine Ausscheidung der Grundsubstanz in flüssigem, plastischem Zustande aussprach, so sei dies dahin richtig gestellt, daß sich dies erst auf die weiteren Vorgänge der Knorpelgrundsubstanzbildung bezieht. Schon die Umwandlung dieser ersten exoplasmatischen Grundsubstanz in die protochondrale kann kaum anders verstanden werden, als daß von der Zelle aus spezifische Stoffe in die erstere geliefert werden, unter deren Einfluß sie die chondromucoide Umwandlung erfährt.

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903.

[2] Verhandl. Anat. Ges. 10. Vers. Berlin 1896. S. 30 u.f.

[3] Man vgl. auch Studničkas Mitth. in: Anat. Anz. Bd. XXII, 1903, S. 543 u.f. So versucht Studnička (Anat. Hefte, l. c. S. 500) die von ihm selbst anerkannte Tatsache, daß im Cyclostomenknorpel (Schwanzflosse) die erste Grundsubstanz einheitlich ist und keine Differenzierung in einzelne Territorien zeigt, — die natürlich mit seiner Theorie der zunächst individualisierten Exoplasmen unvereinbar ist — so zu erklären, daß er diese primäre Intercellularsubstanz auf dieselbe Stufe stellt, wie die von ihm beschriebenen »einheitlichen« Scheidewände im jungen Chorda- und Epithelgewebe. Diese sind jedoch durchaus nicht gleichwertig mit den im Knorpelgewebe beobachteten, trotz der größten Ähnlichkeit an Schnittbildern. Chorda- und Epithelzellen lassen sich stets isolieren, ohne daß zwischen ihnen ein »Grundsubstanzwabenwerk« übrig bliebe, wie dies beim Knorpel- und auch beim blasigen Stützgewebe der Fall ist.

Die leichte Loslösbarkeit der Zellen unterbleibt auch dort, wo ästige Knorpelzellen durch Umwandlung ihrer protoplasmatischen Fortsätze in Grundsubstanz mit letzterer mehr oder minder kontinuierlich zusammenhängen, wie dies z. B. beim Discus intervertebralis (HANSEN), bei Gelenkknorpeln in den oberflächlichen Schichten und a. a. O. der Fall ist. Hierher gehört auch das von STUDNIČKA angezogene Beispiel des Knorpels von *Syngnathus*[3]. Wie ich bei Embryonen von 27 mm Länge sehe, besitzt hier die ganze sehr reichliche Intercellularsubstanz den Charakter einer prochondralen Grundsubstanz, ohne daß die Spur einer Kapselbildung oder andern territorialen Gliederung zu sehen wäre. Hier findet wie in den oben angeführten Fällen in der Tat Verbrauch von Protoplasma bzw. Umwandlung von solchem in Grundsubstanz statt; es handelt sich also um im gewissen Sinne exoplasmatische Bildungen. Sobald jedoch die Zelle innerhalb dieses »Exoplasmas« ihre spezifische Tätigkeit beginnt, durch welche die exoplasmatische, prochondrale Substanz erst zur Knorpelgrundsubstanz wird, zeigt die Zelle auch die leichte Loslösbarkeit von ihrem Produkt, wie andre absondernde Zellen, z. B. die Schmelzzellen oder andre Epithelzellen, die eine Cuticula produzieren.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 122.

[2] Ebendort, S. 165.

[3] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 497 u.f.

Bei den Zellen mit exoplasmatischen Membranen hört die Bildungsfähigkeit auf, sobald jene festere Umhüllung fertig ist; bei den Knorpelzellen hingegen geht die Bildung von Circumcellularsubstanz weiter, indem durch die erste exoplasmatische Lage Substanzen aus der Zelle nach außen dringen, hier als Höckerchen oder Tröpfchen sichtbar werden[1], oder auch benachbarte Fremdgebilde assimilieren oder maskieren, hyalinisieren (Hansen) können.

Diese Fernwirkung ist wohl kaum anders zu verstehen, als daß die Zellen Stoffe ausscheiden, welche erst den Charakter der Intercellularsubstanz bestimmen. In dieser Hinsicht scheinen mir die in den Zellen des harten *Myxine*-Knorpels beschriebenen basophilen Körnchen, sowie die an der Zelloberfläche oft in radiärer Anordnung nachweisbaren Mikrosomen von Bedeutung. Wenn es mir trotz aller Bemühung im *Myxine*-Knorpel nicht gelungen ist, ein Austreten dieser Mikrosomen in die circumcelluläre Substanz zu verfolgen, so kann dies in technischen Mängeln oder darin seinen Grund haben, daß dieser Austritt in Gestalt feinster Flüssigkeitsströme geschieht und sich deshalb unsrer Beobachtung entzieht. Vielleicht ist in dieser Hinsicht der von mir beschriebene Austritt chondromucoider Substanz aus den sich metamorphosierenden Zellen in die Grundsubstanz nur der enorm gesteigerte Ausdruck eines normalen Vorganges. Auch diese Strömungsfiguren sind, wie ich erwähnte, nur bei bestimmten Färbungen sichtbar.

An andern Knorpeln deuten feinste Poren in der Kapsel, welche dieser oft ein radiär gestreiftes Ansehen verleihen, auf präformierte Wege dieses Stofftransportes.

Bemerkenswert scheint mir übrigens auch, daß die konzentrischen Lagen um die Kapsel im *Myxine*-Knorpel oft ein körniges Aussehen und ungleichmäßige Ansammlungen zeigen können (Fig. 16 *A*, *IH*). Für einen Ausscheidungsvorgang scheinen mir endlich noch jene Fälle zu sprechen, in denen die Grundsubstanz einseitig in größeren Massen angehäuft erscheint, ganz ähnlich, wie eine Cuticularbildung; z. B. die dicken Grundsubstanzsäume, welche die Oberfläche der Kiemenstäbe oder der Schwanzknorpelstrahlen bei *Ammocoetes* überziehen.

---

[1] Man vgl. die Fig. 37 *b*, *f*, Taf. XLIII, XLIV in der zitierten Abhandlung Studničkas.

Studnicka[1] hat dieselben auch beschrieben, versucht sie aber als zusammengesetzt aus den verdickten Wänden der Randzellen zu erklären. Dagegen scheint mir zu sprechen, daß dieser Saum gleichmäßig alle Zwickel zwischen den abgerundeten Zellen ausfüllt, wie ein Erguß. Im harten *Myxine*-Knorpel entspricht diesen Säumen die oberflächliche Appositionszone; Lösungsversuche ergaben nun, daß sich dieselbe nur als zusammenhängende Masse isolieren und nicht in einzelne Territorien zerlegen läßt.

Noch viel deutlicher wird diese einseitig produktive Tätigkeit der Knorpelzellen im Scleralknorpel gewisser Tiere, bei welchen eine mittlere Zone typischen Hyalinknorpels von breiten Oberflächenzonen zellenloser Grundsubstanz überzogen wird, z. B. im Orbitalring von *Sepia*, Scleralknorpel vom Ochsenfrosch. Aber auch an den Schädelknorpeln von *Lophius*-Jungfischchen habe ich etwas Ähnliches gesehen.

Eine besondere Schwierigkeit für die Theorie Studničkas scheint mir endlich die lamelläre Schichtung der Zellhöfe im harten *Myxine*-Knorpel, sowie die Tatsache zu bieten, daß die Größe der »Gesamtzellen« von außen nach innen gleichzeitig mit der der »Endoplasmazellen« zunimmt, während umgekehrt die Menge des »Exoplasmas« in dieser Richtung abnimmt.

Mit der lamellären Schichtung der Zellhöfe hat sich Studnička nicht weiter beschäftigt; nur an einer Stelle[2] erwähnt er eine solche Schichtung an frei liegenden Knorpelzellen als besondere Eigentümlichkeit, »der man im zusammenhängenden Gewebe in der Regel nicht zu begegnen pflegt«. Er versucht dieselbe einfach durch eine nicht vollständige Hyalinisierung der Knorpelkapsel zu erklären. Ich halte diese Schichtung für eine prinzipiell wichtige Struktur, welcher dieses Gewebe seine auffallende Härte verdankt und möchte im folgenden dieselbe unter der Annahme periodischer Absonderungsvorgänge an der Oberfläche der Zellen zu erklären versuchen.

Die Zelle scheidet an ihrer Oberfläche, nicht immer ganz gleichmäßig, sondern manchmal auch in Form polarer Anhäufungen, eine Substanz in halbflüssigem Zustande aus, welche leicht färbbar, hauptsächlich aber basophiler Natur ist. Diese Substanz stellt jeweilig die schmale basophile Kapsel dar, die eine eigentümliche Struktur annimmt, indem sie aus schwerer und leichter durchdringbaren (färbbaren) kleinsten Teilen zu bestehen scheint. Die Zelle wächst, wodurch diese weiche basophile Lage gedehnt wird. Diese Dehnung nimmt zu durch eine weitere Absonderung derselben Substanz an der Zelloberfläche, wodurch auch die erste Schicht von der letzteren abgedrängt wird. Durch diesen starken Spannungsdruck wandelt sich die zuerst abgeschiedene Lage teilweise, nämlich an ihrer Außenfläche in feste, oxyphile (metachondrale) Substanz um; der Rest der weichen Schicht, welcher bei weiterem Abrücken natürlich expansiv wachsen müßte, könnte weiterhin als Wachstumsquelle für die harte dienen, indem sie die von der Zelle ausgeschiedenen Stoffe assimiliert.

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 611.

[2] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 494.

Mit zunehmender Entfernung von der Zelle wird der Stofftransport immer schwerer, daher die weichen Zwischenlagen dünner und allmählich ganz in harte Substanz umgewandelt, wodurch eine anscheinend einheitliche harte, oxy- oder pikrophile Masse, der äußere Zellhof, entsteht. Das anscheinend homogene Aussehen desselben ist offenbar durch die starke Aneinanderpressung, welche hier die dünnen Lamellen erfahren, bedingt; wie gezeigt wurde, tritt bei Behandlung mit Natronlauge usw. die lamelläre Struktur deutlich hervor.

Daß diese außer unmittelbarer Berührung mit der Zelle stehenden Schichten ein intussusceptionelles, zum Teil selbständiges Wachstum besitzen, geht am deutlichsten daraus hervor, daß die Zellen selbst, wenn sie durch irgendeinen Umstand ihren Turgor verlieren, durch dieses Wachstum konzentrisch eingeengt, zusammengepreßt werden können (Fig. 15).

Mit dieser Erklärung stünde im Einklang, daß wir als innerste Lage an normalen Zellen stets die basophile Kapsel sehen, welche auch immer breiter ist als die ebenfalls basophilen Zwischenlagen der Schichtung; noch weiter nach außen stellen letztere nur mehr Reihen feinster Körnchen dar, bis sie endlich ganz verschwinden.

Der harte Zellhof wächst also auf Kosten des weichen, d. h. letzterer wandelt sich allmählich in den ersteren um.

Die ersten zarten Schichten der harten pikrophilen Substanz können durch künstliche Verdauung bzw. vorsichtige Behandlung mit Alkali ihrer Pikrophilie beraubt werden; wie wir sahen, färben sich an solchen Schnitten viel breitere Höfe mit verdünntem Pikrofuchsin rot; endlich bei stärkerer Einwirkung des Alkali verliert der ganze äußere Zellhof seine charakteristische Färbbarkeit mit Pikrinsäure und färbt sich rot wie der innere.

In den centralen Teilen des Knorpels muß die Ernährung bereits sehr erschwert und herabgesetzt sein; daher sehen wir hier die

Zellen am größten, ihr Territorium, das sie zu ernähren haben, am kleinsten, d. h. dünnsten. Trotzdem gehen hier viele Zellen, offenbar infolge dieser mangelhaften Ernährung, zugrunde und wandeln sich in die weiche, leichter durchdringbare interterritoriale Substanz um.

Nach der Meinung STUDNIČKAS[1] lassen sich in den peripheren Teilen der gelben Knorpel die Grenzen der »Gesamtzellen« in der Regel nicht erkennen und besteht hier dieser Knorpel nur aus verhältnismäßig kleinen »Gesamtzellen« und großen Massen von weiter nicht differenzierter Grundsubstanz.

Dies ist, wie ich gezeigt habe, wenigstens für den *Myxine*-Knorpel nicht zutreffend. Allerdings kann dieser Eindruck an ungefärbten oder mangelhaft gefärbten Schnitten entstehen (Fig. 3); mittels geeigneter Methoden lassen sich aber auch die oberflächlichen Partien — mit Ausnahme der schmalen Appositionszone — in scharf getrennte Territorien zerlegen (Fig. 4).

Vergleicht man diese mit denen in der Mitte des Knorpels (Fig. 2), so sieht man, daß die Dicke der »Exoplasmaschichten« um die kleinen, jüngeren Zellen am größten ist, während sie innen wesentlich abnimmt. Das kann aber hier, etwa nach der Theorie STUDNIČKAS, unmöglich so gedeutet werden, als ob in den oberflächlichen Schichten das Exoplasma auf Kosten des Endoplasmas sich verdickt hätte, denn es handelt sich da ja um jüngere Zellen, die weiterhin an Größe beträchtlich zunehmen, während gleichzeitig ihr »Exoplasma« an Dicke abnimmt.

Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, daß die oberflächlichen jüngeren und besser ernährten Zellen am meisten Circumcellularsubstanz produzieren, während in der Mitte an der Oberfläche der Zellterritorien wieder eine Einschmelzung von Substanz stattfindet; dafür scheint mir auch die besonders an Formolpräparaten deutlich zu beobachtende körnige Beschaffenheit der äußeren Zellhöfe an ihren Berührungsflächen mit der interterritorialen Substanz zu sprechen.

Alles dies zusammengehalten, so scheinen mir für die Erörterung der Frage, ob die Knorpelgrundsubstanz durch Ausscheidung bzw. Absonderung von seiten der Knorpelzellen oder durch Umwandlung ihrer äußersten Plasmalage entsteht, noch immer die Gesichtspunkte maßgebend, welche F. E. SCHULZE[2] ganz allgemein über die Entstehungsweise der Zellmembranen entwickelt hat. Noch heute wissen wir über die zahlreichen Möglichkeiten, wie eine tierische Zellmembran entstehen kann, sehr wenig und wird es sehr schwer, ja geradezu unmöglich sein, die oben gestellte Frage mit Bestimmtheit nach der einen oder andern Seite zu entscheiden.

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 501, Anm. 1 und S. 499, Anm. 1.

[2] l. c.

Die genaue vergleichende Verfolgung der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge des Knorpelgewebes ergibt aber Anhaltspunkte für jede der beiden Auffassungen und wie so oft, wird auch hier die Wahrheit in der Mitte liegen, d. h. die Natur wird sich des einen wie des andern Bildungsmodus bedienen, je nach Zweckmäßigkeit und Bedarf.

B. Das weiche Knorpelgewebe.

Ich wende mich nunmehr der Beschreibung der zweiten Art von Knorpelgewebe bei *Myxine* zu, wie es im sog. weichen oder grauen Knorpel (Joh. Müller) vorliegt.

Dieses weiche Knorpelgewebe entspricht ganz allgemein in mikrochemischer und mechanischer Hinsicht dem Gewebe, das den Kiemenknorpel von *Ammocoetes* bildet; es färbt sich im Gegensatz zu den harten Knorpeln vorwiegend mit Hämatoxylin-Tonerde, aber auch mit Hämalaun, enthält also den für die Knorpelgrundsubstanz charakteristischen schleimartigen Körper, das Chondromucoid[1]. Dem entsprechend ist es weich, biegsam und elastisch. Hier muß allerdings gleich bemerkt werden, daß sich der weiche *Myxine*-Knorpel im allgemeinen nicht so stark mit Hämalaun färbt, wie der von *Ammocoetes*; auch mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde färbt er sich später als der Inhalt der Schleimzellen in der Haut und in den Schleimsäcken. Eine Erklärung dieser Erscheinung soll später gegeben werden; teilweise kann sie auch mit der Beschaffenheit des Materials zusammenhängen, das ich nicht so frisch wie *Ammocoetes* erhalten konnte. Ähnlich den weichen *Ammocoetes*-Knorpeln erscheinen die weichen Knorpel von *Myxine* an Präparaten aus Müllerscher Flüssigkeit milchartig durchscheinend, im Gegensatz zum harten Knorpel, der eine gelbe Farbe zeigt. Spuren weichen Knorpels können daher bei der Präparation leicht übersehen werden und sind auch übersehen worden, wie noch gezeigt werden soll.

Geht man etwas näher auf das mikrochemische Verhalten des weichen Knorpels ein, so wird man bald sehen, daß die einfache Bezeichnung desselben als »basophil« gegenüber dem vorherrschend

---

[1] Über die Bedeutung der Hämalaunfärbung für den Nachweis von Chondromucoid vgl. meine Bemerkungen im Anat. Anz. Bd. XXIII, 1903, S. 527 u.f.

»oxyphilen« harten Knorpel nicht zutreffend ist, wenngleich er sich mit einer Reihe sog. basischer Farbstoffe charakteristisch färbt und gewisse »saure« ablehnt.

Färbt man Freihandschnitte oder Mikrotomschnitte, an denen das Celloidin entfernt worden ist, mit 1%iger wässeriger Safraninlösung und extrahiert dann längere Zeit in mit Essigsäure angesäuertem Wasser oder Salzsäure-Alkohol, so erhält man eine metachromatische Violettfärbung[1] des weichen Knorpels.

Färbt man hingegen progressiv in maximal verdünnter Safraninlösung (1 Tropfen der gesättigten wässerigen Lösung auf 50 Wasser), so färbt sich der weiche Knorpel, wie die in Metamorphose befindlichen Zellen des harten metachromatisch braun- bis orangegelb. Selbst bei tagelanger Extraktion in Salzsäure-Alkohol hält der weiche Knorpel die Safraninfärbung fest, doch geht natürlich die Metachromasie verloren.

Eine intensive metachromatische Rotfärbung zeigt der weiche Knorpel bei progressiver Einwirkung (24—48 Stunden) von stark verdünnter (1:50000) Thioninlösung. Färbt man mit $^1/_2$%iger Lösung fünf Minuten, so bleibt die Metachromasie bei rascher Alkoholbehandlung auch erhalten.

Weiter färbt sich der weiche Knorpel ähnlich metachromatisch mit Chinoleïnblau, Toluidinblau und im polychromen Methylenblau (1 Stunde färben, 15 Stunden in Alkohol ausziehen), was im letzteren Falle gegenüber der grünlichen Färbung des harten Knorpels eine ungemein scharfe Differenzierung gibt. Bei progressiver Färbung in maximal verdünnter Lösung erhält man jedoch eine fast schwarzblaue Färbung. Stark färbt er sich auch mit Methylenblau, Diamantfuchsin, Vesuvinbraun; auch mit Anilinrot und Methylviolett (1:20000), welche Färbungen auch der Alkoholextraktion eine Zeitlang widerstehen. Setzt man dieselbe genügend lange (18 Stunden) fort, dann werden diese letzteren Farben, wie auch das Chinoleïn, größtenteils wieder ausgezogen und zwar zuerst aus der Kapselsubstanz, so daß in einem gegebenen Zeitpunkt hauptsächlich die intercapsulären Scheidewände gefärbt erscheinen und deutlich hervortreten. Nach diesem Verhalten könnte man den weichen Knorpel für rein »basophil« halten, besonders wenn man weiter erfährt, daß er sich vollkommen ablehnend gegen Eosin, Tropäolin, indigschwefelsaures Natron, Bordeaux R, Goldorange, Orange G, Metanilgelb und Säurefuchsin verhält.

---

[1] P. Mayer (Über Schleimfärbung. Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel, 1896, S. 316) sah diese Violettfärbung nach Differenzierung stark überfärbter Schnitte mit saurem Alkohol und fand dieses Violett so widerstandsfähig, daß es in Balsam gebracht werden kann. Das ist in der Tat der Fall; die Metachromasie nach Violett tritt aber auch bei einfacher, länger dauernder Alkoholextraktion auf.

Nun färbt er sich aber auch mit einer Reihe »saurer« Farbstoffe; so mit Methylblau, wasserlöslichem Anilinblau, Bleu de Lyon, Indulin und Nigrosin (sulfosauren Salzen basischer Induline) mit Thiazinrot, Thiazinbraun und Cöruleïn.

Während Säurefuchsin den weichen Knorpel vollkommen ungefärbt läßt, wird derselbe energisch rot gefärbt, wenn man das Säurefuchsin simultan mit Pikrinsäure einwirken läßt. Allerdings ist dieses Rot ein Rosarot, wie es auch das Bindegewebe zeigt, während der harte Knorpel sich scharlach- bis gelbrot färbt.

Färbt man in einem Gemisch von stark verdünntem Säurefuchsin und Methylviolett 5 B, so erhält man stellenweise die Kapselsubstanz rot, die intercapsulären Scheidewände blau gefärbt.

Der weiche Knorpel färbt sich auch lebhaft und haltbar mit saurem Orceïn.

Färbt man längere Zeit (16 Stunden) in tief veilchenblauer, also stark verdünnter Lösung von DELAFIELDS Hämatoxylingemisch und behandelt dann solche Schnitte mit 5—10$^0/_0$ iger Essigsäure ($^3/_4$ Stunden), wobei im harten Knorpel eine fast reine Kapselfärbung in Blau auftritt, dann zeigt sich der weiche Knorpel deutlich metachromatisch rot gefärbt, eine Erscheinung, die mir auch von manchen Hyalinknorpeln des Menschen und höherer Wirbeltiere, aber auch vom Schleim gewisser Drüsen bekannt ist. Einige weitere Farbreaktionen sollen weiter unten besprochen werden.

Morphologisch zeigt der weiche Knorpel nicht überall das gleiche einfache Verhalten, wie der Kiemenknorpel von *Ammocoetes*; vielmehr kann man hier wieder auf das schönste die bei der Entwicklung der Schwanzflossenstrahlen von *Petromyzon* festgestellte Tatsache bestätigt finden, daß der feinere Bau des (weichen) Knorpels sich mit seiner funktionellen Inanspruchnahme ändert. Vollkommen mit dem weichen *Ammocoetes*-Knorpel stimmt er nur an wenigen Stellen und zwar meist dort überein, wo er in Gestalt rudimentärer Knorpelstückchen auftritt. In Fig. 25 ist eine solche Knorpelinsel von der rechten Seite des Oesophagus abgebildet; man sieht, daß auch hier die spärliche Intercellularsubstanz ein einfaches, zelltrennendes Wabenwerk, *I*, ohne Andeutung von Kapselbildung darstellt.

Hier möchte ich aber bemerken, daß im Gegensatz zum weichen Knorpel in den Kiemenstäben und Schwanzflossenstrahlen von *Ammo-*

coetes, bei denen die Grundsubstanzbalken eine Architektonik zeigen, die deutlich ihre Beanspruchung auf Biegungselastizität erkennen läßt, in diesen Knorpelresten von *Myxine* die Zellen und damit die Maschen der Intercellularsubstanz eine mehr rundliche Form besitzen. Noch ausgesprochener ist dies an Knorpelrudimenten, die nur aus wenigen Zellen bestehen, wie ich sie bei *Myxine* an manchen Stellen, z. B. zu beiden Seiten der schlitzartigen Mundöffnung (Fig. 24) oder zwischen den Schwanzflossenstrahlen finde.

Diese Abänderung der Form zeigt also wieder deutlich die geänderte mechanische Beanspruchung oder umgekehrt, man kann aus dieser Anordnung der Grundsubstanz den Schluß ziehen, daß diese Knorpelreste keine wesentliche mechanische Leistung zu vollführen haben, sondern nur als Zeugen einer stattgehabten Reduktion des *Myxine*-Skelettes unser Interesse verdienen. Denselben einfachen Bau, wie er in Fig. 25 dargestellt ist, findet man auch an den wachsenden Enden der weichen Knorpel bei jüngeren Exemplaren von *Myxine*, an den distalsten Teilen der Schwanzflossenknorpel und überall dort, wo massigere Stücke weichen Knorpels in ganz dünne Stäbe oder Platten auslaufen, in diesen letzteren.

An den meisten übrigen Stellen läßt die Intercellularsubstanz des weichen *Myxine*-Knorpels, wie ich schon an andrer Stelle bemerkt habe[1], zweifellos eine Zusammensetzung aus interterritorialer Grundsubstanz (primärer Kittsubstanz) und sekundär eingelagerten Zellhöfen (Kapselsubstanz) erkennen. Trotzdem bleibt die gesamte Intercellularsubstanz stets spärlicher als im harten Knorpel und stellt dieselbe — mit Ausnahme der ebengenannten Stellen — vielfach ein Balkenwerk mit polygonalen Maschen dar (Fig. 26).

Untersucht man die morphologische Zusammensetzung der Intercellularsubstanz an mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde und Eosin doppelt gefärbten Präparaten genauer, so findet man Veränderungen im feineren Bau des weichen Knorpels stets auch von solchen in seinem färberischen Verhalten begleitet, ganz ähnlich, wie ich dies an den Schwanzflossenstrahlen von *Petromyzon* geschildert habe.

Während an den dünnsten und schwächsten Stellen des weichen Knorpels, wie schon erwähnt, die Intercellularsubstanz desselben aus einem einfachen Wabenwerk besteht, das sich stark mit Delafields Gemisch, Hämalaun, saurem Orceïn usw. färbt (Fig. 25 I), treten an etwas stärkeren und widerstandsfähigeren Stellen in den einheitlichen

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. S. 175.

Wabenwänden zarte Mittellamellen auf (Fig. 26 I), welche sich zunächst nicht mehr mit Hämalaun, aber auch kaum mit Eosin färben. Diese Mittellamellen können weiterhin, d. h. an andern Stellen, an Breite und an Färbbarkeit mit Eosin zunehmen, so daß man ein starkes, deutlich rot gefärbtes Balkennetz mit eingelagerten blau gefärbten Kapseln die Intercellularsubstanz zusammensetzen sieht.

Wo der weiche Knorpel am mächtigsten entwickelt erscheint oder stärkeren mechanischen Anforderungen ausgesetzt ist, kann die Kapselsubstanz aber weiter eine Zusammensetzung aus zwei konzentrischen Schichten, einer inneren mit DELAFIELDS Gemisch färbbaren Kapsel (Fig. 28 und 29 *K*) und einem äußeren, je nachdem, schwach oder nicht mit DELAFIELDS Gemisch, schwach oder stärker mit Eosin färbbaren Zellhof (Fig. 28 und 29 *H*) zeigen.

Im letzteren Falle, in welchem die Balken der Intercellularsubstanz eine beträchtliche Dicke erreichen können (bis zu 6,8 μ), sehen wir die Hauptmasse derselben rot gefärbt, während nur eine schmale Kapsel um die Zelle stark, und ein anschließender verwaschener Zellhof schwächer blau gefärbt erscheint. Bei genauem Zusehen erscheint die Rotfärbung an vielen Stellen und zwar meist dort, wo der weiche Knorpel an harten stößt, am intensivsten in der Mitte der Grundsubstanzbalken, in zarten, scheidewandartigen Linien, welche hier in der Tat interterritoriale Grenzen darstellen (Fig. 30 *I*): An andern Orten gleichen diese interterritorialen Scheidewände kaum wahrnehmbaren, schwächer lichtbrechenden Trennungslinien. Mit der Ausbildung dieser erreicht der weiche Knorpel die höchste morphologische Differenzierung, welche in ihrer Gliederung vollkommen der im harten Knorpel entspricht. Ich muß hier aber sofort betonen, daß die Eosinfärbung nicht die Intensität und den Ton, wie im harten Knorpel erreicht, sondern meist — mit Ausnahme mancher inselartiger Stellen — eine bläulichrote Mischfarbe aufweist, während die kleinste Insel harten Knorpels ein leuchtendes Gelbrot zeigt.

Aber auch einzelne kleine Partien im weichen Knorpel können anscheinend bis auf eine ganz schmale Kapsel stark und leuchtend rot gefärbt erscheinen, bleiben dann aber immer noch durch die eckige Form ihrer Zellen und den Mangel konzentrisch geschichteter Zellhöfe vom typischen harten Knorpel unterscheidbar.

Die zarten Mittellamellen oder interterritorialen Scheidewände, auf deren Entstehung ich gleich noch näher eingehen will, zeigen da und dort, ganz ähnlich wie im harten Knorpel, zwickelförmige Verbreiterungen (Fig. 28 und 29 *ZW*), welche meist mit Hämatoxylin blau gefärbt erscheinen, aber manchmal sich auch mit Eosin färben.

Bei genauerem Zusehen erkennt man, daß dieselben ihre Entstehung auch hier der Metamorphose ganzer Zellen verdanken können; diese Zellen zeigen ganz ähnliche morphologische und mikrochemische Veränderungen, wie jene im harten Knorpel. Sie färben sich in den maximal verdünnten Schleimfärbemitteln (Safranin, Thionin, Toluidinblau, Chinoleïn usw.) zuerst und am stärksten, aber auch mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde, saurem Orceïn und Hämalaun, nicht dagegen mit Mucikarmin.

Das weitere Schicksal solcher aus der Umwandlung ganzer Zellen hervorgegangener chondromucoider Massen gestaltet sich ebenfalls ähnlich, wie im harten Knorpel; sie werden entweder durch den Wachstumsdruck der Umgebung zu interterritorialen Scheidewänden verdrückt, bzw. letzteren beigemengt, wobei sie vorübergehend die geschilderten basophilen Grundsubstanzzwickel darstellen, später aber in die oben erwähnten schmalen stark lichtbrechenden und intensiv mit Eosin färbbaren Scheidewände umgewandelt werden.

Sie können aber auch, zunächst ohne zusammengepreßt zu werden, eine allmähliche Umwandlung in die mit Eosin blaurot färbbare, härtere Grundsubstanz erfahren und stellen dann größere, zellfreie Zwickel dieser Substanz dar.

Ich kann mich hier mit Rücksicht auf die ausführliche Schilderung beim harten Knorpel und unter Hinweis auf die Fig. 27 und 31 wohl auf diese Andeutungen beschränken. Die oben geschilderten verschiedenen Abarten des weichen Knorpelgewebes kommen nun bei *Myxine* im Verlaufe eines und desselben Knorpelstückes anscheinend regellos neben- und durcheinander vor; besonders treten die härteren, mehr mit Eosin rot färbbaren Formen oft in Gestalt kleinster, nur wenige Zellgebiete umfassender Inseln mitten im blau färbbaren Knorpel auf. Dies ist z. B. deutlich im Knorpel der Riechkapsel und der Zunge der Fall.

Dieses auf den ersten Anblick schwer verständliche und anscheinend regellose Durcheinander wird uns begreiflich, wenn wir die klareren Verhältnisse an den Schwanzflossenstrahlen bei *Petromyzon*, denen übrigens auch die an genannter Stelle bei *Myxine* entsprechen, in Betracht ziehen, wo die Aufeinanderfolge der einzelnen Formen in gesetzmäßiger, von der in axipetaler Richtung allmählich gesteigerten, mechanischen Beanspruchung bedingter Weise stattfindet.

Die genannten weichen Knorpel von *Myxine* sind nicht, wie z. B.

die Kiemenstäbe von *Ammocoetes*, ausschließlich auf Biegungselastizität beansprucht, sondern müssen mit Biegsamkeit auch eine gewisse Festigkeit verbinden. So z. B. wird der Zungenknorpel beim Vorziehen aus der Mundöffnung zu einer ebenen oder sogar leicht konvexen Platte entfaltet, beim Zurückziehen zu einer stark konkaven Rinne aufgebogen oder eingerollt. Anderseits muß er, als Träger der Zahnplatten bei der raspelnden Bewegung derselben, wobei die Zunge stark gegen den Körper des Angriffsobjektes gedrückt wird, eine nicht geringe Druck- und Zugfestigkeit entwickeln.

Diesen beiden verschiedenen mechanischen Anforderungen scheint nun durch die geschilderte, inselweise Verstärkung der weichen Knorpelgrundsubstanz entsprochen zu sein.

Was nun die Entwicklung und das Wachstum des weichen Knorpels anlangt, so entsteht die einfachste Form desselben ganz in derselben Weise, wie ich es für den Kiemen- und Schwanzflossenknorpel des *Ammocoetes* geschildert habe.

Die höheren Formen können auf zweierlei Weise entstehen: entweder als weitere Modifikation dieses einfachsten Knorpelgewebes, ähnlich wie in den Flossenstrahlen von *Petromyzon fluviatilis* und *marinus*. Während ich jedoch in diesen letzteren selbst in den am weitesten entwickelten basalen Teilen nur eine einfache Kapsel um die Zellen und zwischen denselben eine intercapsuläre (territoriale) Substanz unterscheiden konnte (man vergleiche z. B. das Schema im Anat. Anz. Bd. XIX, 1901, Taf. I), kann es im weichen Knorpel der *Myxine* noch zur Ausbildung einer weiteren Schicht kommen, indem in der interterritorialen Substanz zarte, linienartige Scheidewände auftreten, welche nun ihrerseits die interterritoriale Substanz darstellen (Fig. 30, 31) und so der früher einfachen Kapselsubstanz jeder Zelle oder Zellgruppe noch eine äußere Zone, einen Zellhof (Fig. 30 *H*) zuteilen. Die Entstehung dieser neuen, interterritorialen Substanz muß man als eine eigentümliche Zustandsänderung in den am weitesten von den Zellen entfernten Teilen der alten, aus einer direkten Umwandlung der protochondralen Grundsubstanz hervorgegangenen Zwischensubstanz auffassen.

Hier kann man also in der Tat »doppelte« Kapseln (Kapsel + Zellhof) von einer »wirklichen Grundsubstanz« getrennt finden, wie dies Studnička[1] irrtümlich für den Schwanzflossenknorpel von

---

[1] Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. S. 285.

Petromyzon behauptet hat, worüber man meine Bemerkungen an andern Orten[1] einsehen möge.

Oder aber der höher differenzierte Knorpel entsteht unmittelbar beim perichondralen Wachstum, ohne vorher das Stadium des Knorpels mit einfacher protochondraler Zwischenzellsubstanz zu durchlaufen.

So finde ich z. B. an dünnen Durchschnitten durch den weichen Zungenknorpel (Fig. 29) in der subperichondralen Lage eine mit Eosin sich stark färbende schmale Zone *A*, welche oft ein faserig-körniges Aussehen besitzt und welche wieder die jüngst abgelagerte Schicht von Knorpelgrundsubstanz darstellt, in welche auch Fasern des Perichondriums einbezogen erscheinen.

In diese jüngste appositionelle Schicht von Grundsubstanz (*A*), welche die Oberfläche des Knorpels gleichmäßig überdeckt, sind einzelne flache und unansehnliche Zellen des Perichondriums, Chondroblasten, eingeschlossen. Die Zellhöfe, welche sie bald um sich erzeugen, sind reich an Chondromucoid; sie färben sich blau mit Hämalaun und zwar am stärksten unmittelbar um die Zelle, der Kapsel entsprechend (*K*), schwächer gegen die Peripherie, dem Zellhof entsprechend (*H*), ohne daß sich jedoch bei dieser Färbung die Kapsel stets scharf absetzen würde. Dagegen hebt sich die mit Eosin lebhaft rot gefärbte Zwischensubstanz (*I*) scharf von diesen Höfen ab.

Inselweise kann weiter auch der Zellhof die Färbbarkeit mit Hämalaun verlieren und die mit Eosin annehmen; so entstehen zahlreiche scheinbar unmittelbare Übergänge des weichen Knorpels in eine Abart desselben, welche sich färberisch anscheinend wie der harte verhält.

Studnička hat in seiner Fig. 6 Taf. XXXI eine solche Insel abgebildet, jedoch ohne Berücksichtigung der territorialen Gliederung und bezeichnet sie kurzweg als »gelben«, d. i. harten Knorpel.

Es fragt sich nun, ob solche Übergänge gleichzusetzen sind jenem von mir[2] beschriebenen räumlichen Übergange des weichen Kiemenknorpels in den harten Schädelknorpel von *Ammocoetes?* Mit andern Worten, kann der weiche Knorpel genetisch unmittelbar in den harten übergehen, bzw. muß letzterer das Stadium des weichen Knorpels durchlaufen oder ist der harte Knorpel von Anfang an als typisch verschiedene

---

[1] Anat. Anz. Bd. XIX, 1901, S. 26 uf. und diese Zeitschr. Bd. LXX, 1901, S. 157 u.f.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 631.

Knorpelart aufzufassen, die sich auch noch von der ähnlichen harten Abart des weichen Knorpels unterscheiden läßt?

Diese Frage ist deshalb von Interesse, weil bei *Ammocoetes* die zwei Arten von Knorpelgewebe nur an einer einzigen Stelle ineinander übergehen, nämlich dort, wo das Kiemenskelett mit dem Schädelskelett sich verbindet. Wie ich weiter zeigen konnte, entsteht diese Verbindung erst sekundär, ist somit nicht auf einen genetischen, sondern nur auf einen räumlichen Übergang zurückzuführen.

Es läge nun nahe, dies auch für *Myxine* anzunehmen, bei der sich jedoch eine große Anzahl solcher Übergänge findet, indem der weiche Knorpel, außer daß er selbständige Skelettstücke bildet, auch noch vielfach die Rolle eines Bindemittels zwischen harten Knorpelstücken spielt. Daraus würde dann weiter hervorgehen, daß das Skelett von *Myxine* sich aus einer größeren Anzahl ursprünglich getrennter Anlagen entwickelt.

Eine sichere Entscheidung läßt sich in dieser Frage deshalb nicht treffen, weil wir die früheste Entwicklung des Knorpelskelettes bei *Myxine* nicht kennen. Ziehen wir jedoch die bekannten Verhältnisse bei den Neunaugen in Betracht, so möchte ich den weichen und harten Knorpel auch bei *Myxine* als zwei selbständige und voneinander unabhängige Gewebsarten auffassen, im Gegensatz zu Studnička[1], welcher die Einteilung der Cyclostomenknorpel in zwei Typen nur als eine künstliche bezeichnet.

Ich erinnere hier an das Verhältnis zwischen dem Binnen- und Rindenknorpel der Schwanzflossenstrahlen von *Petromyzon marinus*[2]; ersterer besteht aus einer verhältnismäßig mächtigen, mit Eosin rot färbbaren intercapsulären Substanz und schmalen, mit Hämalaun blau färbbaren Höfen, während umgekehrt im harten Rindenknorpel die Kapselsubstanz die Hauptrolle spielt und die intercapsuläre Masse auf oft kaum nachweisbare Spuren reduziert erscheint.

Dieser letztere Knorpel, dessen Struktur ich nunmehr für vollkommen übereinstimmend mit der des harten Schädelknorpels halte, entsteht nun, wie ich gezeigt habe, sofort als ein Knorpel von besonderem Typus aus dem Perichondrium und nicht als eine weitere Modifikation des Binnenknorpels. Hier unterscheidet sich also der harte Knorpel deutlich sowohl genetisch, als auch strukturell von dem weichen.

---

[1] l. c. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 614.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 161.

Ähnlich verhält es sich nun bei *Myxine*; der weiche Knorpel kann durch besondere Beanspruchungen sich mikrochemisch und morphologisch sehr dem harten Knorpel nähern, nicht aber in einen solchen umwandeln.

Der typische harte Knorpel bleibt durch die abgerundete Form seiner Zellen, besonders aber durch die enge konzentrische Schichtung seiner Zellhöfe, welche geradezu der Grund der auffallenden Härte dieses Knorpels zu sein scheint und den meist größeren Reichtum an Intercellularsubstanz stets unterschieden auch von der harten Modifikation des weichen Knorpels.

Für die selbständige Natur des harten Knorpelgewebes läßt sich vielleicht noch die Tatsache ins Feld führen, daß es auch dort noch seinen besonderen morphologisch-mikrochemischen Charakter bewahrt, wo es nur als Überrest offenbar rückgebildeter Skelettteile gefunden wird und keine stützende Funktion mehr ausüben kann. So finde ich bei einer *Myxine* zwischen zweitem und drittem Kiemensack in der ventralen Mittellinie über der Muskulatur ein rundliches, beiläufig 0,2 mm messendes Rudiment aus hartem Knorpel, welches in blasiges Stützgewebe eingebettet ist.

Was nun die Verteilung und Anordnung des weichen Knorpelgewebes bei *Myxine* betrifft, so verweist Studnička[1] auf die Abbildungen W. K. Parkers (l. c.), in welchen die beiden Knorpelarten durch verschiedene Farben hervorgehoben werden. Diese Darstellung ist nicht sehr genau, aber auch deshalb nicht zutreffend, weil das blasige Stützgewebe, wie es z. B. im Zungenbeinkiel vorkommt, einfach als weicher Knorpel behandelt erscheint.

Für die Verteilung des weichen Knorpels bei *Myxine* ist, wie bei *Ammocoetes* die funktionelle Verwendbarkeit dieses biegsamen und elastischen Gewebes maßgebend. Auch bei *Myxine* findet es sich als Stütze und Umhüllung beweglicher Teile des Schädels; so in den Tentakeln als Mundknorpel, im Nasenrohr und der Nasenkapsel, im subnasalen Stab, im knorpeligen Boden des Nasenrachenganges, im Zungenknorpel, um das vordere Chordaende, als Verbindungs- und Nahtknorpel zwischen den harten Schädelknorpeln an verschiedenen Stellen, die bei Parker wiedergegeben sind; in den Nähten zwischen den hartknorpeligen Stücken des sog. Zungenbeins, wie auch des Zungenknorpels, worauf ich noch zurückkomme. Weiter besteht das ganze komplizierte Knorpelgerüst des Schlundkorbes und Schlundsegels aus weichem Knorpel; endlich findet er sich in Gestalt nur mikroskopisch wahrnehmbarer Überreste an den verschiedensten Stellen des Skelettes. So unter der Haut, zu beiden Seiten längs der schlitzförmigen Mundöffnung, über der zahntragenden Platte des Zungenknorpels in Gestalt isolierter, kurzer Knorpelstäbchen zwischen den zwei Zahnreihen, in der Wandung der Kiemensackausführungsgänge, als knorpelige Stütze des Ductus oesophago-cutaneus und endlich als Rudiment an der rechten Seite des Oesophagus, dort wo er hinter den Kiemen als geschlossenes Rohr beginnt.

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 614.

Auch der Knorpel der Schwanzflosse ist weicher Knorpel, ebenso wie kleine, isolierte Inselchen, welche ich da und dort zwischen den Flossenstrahlen finden konnte.

Es würde hier zu weit führen, eine genaue, topographische Schilderung aller der kleinsten Knorpelinselchen zu geben; ich hoffe dazu an andrer Stelle Gelegenheit zu finden, da diese Reste insofern von Interesse sind, als sie wahrscheinlich auf im Laufe der Rückbildungsvorgänge, denen der Schädel von *Myxine* infolge seiner funktionellen Anpassung in höchstem Maße unterlegen ist, zugrunde gegangene Teile des Ahnenskelettes hindeuten. Ich wende mich nun zur Beschreibung der dritten Art von skelettbildendem Gewebe, das bei *Myxine* in größerer Verbreitung sich vorfindet.

C. Das knorpelartige, blasige (vesiculöse) Stützgewebe.

An jener oben angeführten Stelle, an welcher J. Müller den geweblichen Unterschied zwischen hartem und weichem Knorpel von *Bdellostoma* erläutert[1], hebt er auch hervor, daß in den weicheren Knorpeln des Tieres die Zellenbildung so vorwiegt, daß die Zellen größer werden, als die Zwischenwände dick sind, so daß der Knorpel ganz cellulös erscheint, wie z. B. die Masse des knorpeligen Teiles des Zungenbeins.

Daraus geht hervor, daß J. Müller den sog. Zungenbeinkiel für denselben weichen Knorpel gehalten hat, den ich im vorhergehenden geschildert habe.

Parker[2] hinwiederum bezeichnet ihn als ein »fast fibröses Gewebe« und nennt ihn »weichen Faserknorpel«.

Ich war nun sehr überrascht, bei näherer Untersuchung zu finden, daß in Wirklichkeit keine dieser Schilderungen zutrifft und der

---

[1] l. c. S. 133 u.f.

[2] l. c. p. 382.

Zungenbeinkiel weder aus echtem Knorpel, noch aus gewöhnlichem, fibrösem Gewebe besteht, vielmehr ein Gewebe sui generis darstellt, für welches sehr zutreffend die Beschreibung ist, welche Parker von der dritten Art des Skelettgewebes bei *Myxine* gibt, indem es in der Tat »ein elastisches, schwammiges Gewebe, erfüllt von großen Blasen, ein wenig dichter, als das Gewebe der Chorda« bildet.

Ich habe die Zellen dieses Gewebes, dessen Ähnlichkeit mit dem Sesamknorpel in der Achillessehne des Frosches ich zuerst erkannte, bereits anderwärts[1] näher beschrieben; an andrer Stelle[2] habe ich das Gewebe nach J. Müller kurz als einen »Knorpel« bezeichnet, in dem die blasigen Zellen in ein dichtes Gerüstwerk bindegewebiger Platten und Faserzüge eingebettet erscheinen. Seither konnte ich einige weitere Mitteilungen über dieses Gewebe machen, indem ich die Beschreibung, die Studnička[3] davon gegeben hat, teilweise bestätigte, teilweise erweiterte. Besonders glaubte ich[4] gegen die von diesem Autor, auch neuestens wieder[5], vertretene Bezeichnung des Gewebes als »Vorknorpel« Stellung nehmen zu müssen[6].

Wenn ich nun nochmals des näheren auf eine Schilderung dieses Gewebes eingehe, so glaube ich dies mit dem Interesse, welches dasselbe in vergleichend histologischer, dann aber auch in morphologischer Hinsicht verdient, rechtfertigen zu können.

Das Gewebe findet sich nämlich an den verschiedensten Stellen im Schädelskelett von *Myxine*, teils im Anschluß an die Knorpel des letzteren, teils in Gestalt selbständiger Stücke und scheinbarer Reste, die oft noch Spuren echten Knorpelgewebes in sich einschließen können.

Bisher hat dieses knorpelartige Gewebe bei der Darstellung des Schädelskelettes von *Myxine* nicht die ihm gebührende Berücksichtigung erfahren; doch scheint mir dasselbe ebenso, wenn auch von andrer Bedeutung zu sein, wie der Schleimknorpel am *Ammocoetes*-Schädel, dessen Anordnung von mir[7] und Gaskell[8] näher beschrieben worden ist, oder wie die knorpeligen Teile am Wirbeltierschädel, die bei der Maceration des knöchernen Schädels verloren gehen. So wenig wie heute eine vergleichende Morphologie des Schädelgerüstes ohne genaueste Berücksichtigung dieser seiner knorpeligen Teile denkbar ist, ebensowenig können bei einer vergleichenden Betrachtung des Schädels von *Myxine* die aus dem fraglichen Gewebe aufgebauten Teile unberücksichtigt bleiben. Bei dieser Gelegenheit muß ich auch kurz auf die Bedeutung des von J. Müller als »Zungenbein« bezeichneten Skelettstückes in vergleichend-anatomischer Hinsicht eingehen, da es sowohl die größte Masse des fraglichen Gewebes enthält, als auch das vorzüglichste Objekt für die Untersuchung des harten Knorpels bildet.

---

[1] Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien- und Knorpelzellen. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Bd. CV. Febr. 1896. S. 22.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 642.

[3] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. S. 638 u.f.

[4] Ebendort. Bd. L. 1897. S. 184.

[5] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 340.

[6] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 466 u.f.

[7] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 642.

[8] Journ. Anat. Phys. Vol. XXXIV. 1900. S. 465.

Dieses mächtige Skelettstück hat von verschiedenen Autoren die verschiedensten Deutungen und Benennungen erfahren, so daß schon aus diesem Mangel an Übereinstimmung die zweifelhafte Stellung der *Myxine* im System deutlich zum Ausdruck kommt. Wie schon erwähnt, bezeichnete Valenciennes dasselbe als Unterkiefer, Parker als vorderes und hinteres Basihyale, P. Fürbringer als vordere und hintere Copularlamellen, Pollard als Meckelschen Knorpel, Ayers und Jackson als Basalplatte bzw. homologisieren diese Autoren[1] den vorderen Abschnitt mit den Basihyoidea und der Copula, den mittleren mit dem ersten und zweiten Kiemenbogen; Neumayer endlich bezeichnet dasselbe als mediales und laterales Basihyale.

Den hinteren »weichknorpeligen« Fortsatz hat J. Müller bekanntlich als »Zungenbeinkiel« bezeichnet, Parker als Pharyngobranchiale, P. Fürbringer als Copulafortsatz, Ayers und Jackson als hinteren Abschnitt der Basalplatte und Neumayer als Zungenknorpel.

Obwohl mir nun die Durchführung einer vergleichenden Deutung und Bestimmung der einzelnen Skelettteile am fertigen *Myxine*-Schädel mit Ausnahme der durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen und der Chorda charakterisierten Stücke wegen der durchgreifenden sekundären Veränderungen und Anpassungen kaum möglich erscheint, möchte ich doch darauf hinweisen, daß jenes mächtige, seit J. Müller als »Zungenbein« bezeichnete Skelettstück mit dem als »Zunge« gedeuteten Organ so gut wie nichts zu tun hat. Sein caudaler Abschnitt bildet eine Rinne, in der der Zurückzieher der Zunge schleift, während der rostrale Abschnitt, der aus bilateral symmetrischen, hartknorpeligen Stücken besteht, ebenfalls durch einen Spaltraum vom dorsal gelegenen »Zungenkörper« vollkommen getrennt ist; letzterer ist in der hartknorpeligen Lade verschiebbar, etwa wie eine Vogelzunge im Unterkiefer, wenngleich der Mechanismus dieser Verschiebung ein ganz andrer ist.

---

[1] Morphology of the Myxinoidei. Bull. of Cincinnati Univ. S. II. Vol. I. 1900. Bull. 1.

Nun haben AYERS und JACKSON in ihren schönen Untersuchungen über den Schädel von *Bdellostoma* allerdings die Deutung ihrer »Zahnplatte« als Zunge nachdrücklich als undurchführbar hingestellt, weil kein Fisch eine Zunge besitze und die Muskeln dieses Organs vom Trigeminus innerviert werden. Sie sehen in dem zahntragenden Skelettteil vielmehr einen umgewandelten Kieferapparat, bzw. den MECKELschen Knorpel, welcher durch die Vor- und Rückwärtsbewegung beim »Raspeln« die Verbindung mit der Quadratregion verloren hat.

So sehr ich mit den Autoren in den Schlußfolgerungen, welche sie aus diesen Anschauungen auf die systematische Stellung der Myxinoiden ziehen, übereinstimme, so wenig zwingend scheinen mir ihre Gründe für die Deutung der »Zunge«.

Ein Zungenrudiment in Gestalt eines »häufig nur durch den Schleimhautüberzug des Zungenbeinkörpers gebildeten, flachen Wulstes«, der häufig durch Zahnbesatz ausgezeichnet ist, kommt nach GEGENBAUR[1] auch den Fischen zu. Dieses Rudiment besitzt z. B. beim Aal an Stelle der Muskeln ein eigentümlich regelmäßig angeordnetes Fasergerüst, welches gegen die Schleimhaut ausstrahlt[2]. Ein ganz ähnliches Fasergerüst, zwischen dessen Balken ich auch vereinzelte Ganglienzellen sehen konnte, zeigt auch die Zunge von *Myxine*. Weiter besitzt sie eine wohlentwickelte Cartilago entoglossa, die aus einer vorderen, unpaaren, weichknorpeligen Platte (Fig. 33 *VW*) und zwei distalen, vorwiegend hartknorpeligen, in der Medianlinie durch weichen Knorpel (*N*) gelenkig verbundenen, stäbchenartigen Stücken *HH* besteht, also manche Analogie mit dem Zungenbein der Amphibien aufweist (vgl. z. B. das Zungenbein von *Bufo cin.* bei GEGENBAUR, l. c. Bd. I, Fig. 281). Wenn es mir somit gerechtfertigt erscheint, die bisher als »Zunge« bezeichnete Bildung bei *Myxine* auch fernerhin als solche aufzufassen, so liegt es nahe, den hartknorpeligen Apparat, welcher, nur von Haut und Muskeln bedeckt, an der ventralen Oberfläche des Schädels liegt, aber nicht nur die untere, sondern auch, wie bereits NEUMAYER bemerkt, die seitliche

---

[1] Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1901. II. Bd. S. 93.

[2] A. OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. III. Bd. 1900. S. 129 u.f.

Begrenzung des Mundes bildet und so der Zunge zum Schutze dient, ohne nähere Beziehungen, wie man sie von einem Zungenbein verlangen müßte, mit ihr einzugehen, und welcher endlich an seinen distalen Enden durch zwei weichknorpelige Bogen beweglich mit der »Quadratregion« des Schädels verbunden ist, für das durch die sekundäre Anpassung stark modifizierte Homologon eines Unterkiefers bzw. MECKELschen Knorpels zu halten. Dafür, daß es sich in *Myxine* um den Abkömmling einer ursprünglich gnathostomen Form handelt, sind schon mehrere Forscher, wie G. B. HOWES[1], J. BEARD, H. AYERS[2], POLLARD[3] u. a. eingetreten, und sprechen am deutlichsten die neuesten Angaben von B. DEAN[4] über die embryonale Entwicklung der Mundhöhle von *Bdellostoma*.

Die äußere Form dieses Unterkieferapparates (»Zungenbeins« J. MÜLLER) ist durch die älteren Beschreibungen von J. MÜLLER, P. FÜRBRINGER, und W. K. PARKER, sowie durch die neueren von NEUMAYER, besonders aber von AYERS und JACKSON bekannt. Ich muß hier jedoch auf dieselbe zurückkommen, um einige abweichende Befunde, wie sie sich aus der Rekonstruktion der Schnittserie ergeben haben, hinzuzufügen, hauptsächlich jedoch, um die gewebliche Verbindung der einzelnen Teile, welche bisher von keinem der Autoren eingehend untersucht worden ist, zu berücksichtigen.

Nach den Angaben von JOH. MÜLLER und PARKER besteht das sog. Zungenbein teils aus harten, teils aus weichen Knorpelstücken und zwar wird der rostrale Abschnitt aus zwei Reihen harter »Knochenstücke«, der caudale oder sog. Zungenbeinkiel aus weichem Knorpel gebildet. Die vorderste Reihe der hartknorpeligen Stücke, welche PARKER als front basihyal bezeichnet, soll aus vier getrennten bzw. durch Bandmasse verbundenen, die zweite Reihe, hind basihyal, aus zwei getrennten bzw. nach PARKER durch einen Streifen weichen Knorpels verbundenen Stücken bestehen. Zwischen erster und zweiter Reihe bleibt eine rhomboidale Lücke, die von Bandmasse ausgefüllt ist. An den rostralen Rand läßt JOH. MÜLLER[5] sich einen

---

[1] On the affinities, inter-relationships and systematic position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc. Liverpool. Vol. VI. 1892. p. 122.

[2] *Bdellostoma Dombeyi* Lac. A study from the Hopkins Marine laboratory. Biol. Lect. of Mar. Lab. Woods Holl 1893. Boston. p. 125.

[3] The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in vertebrates. Zool. Jahrb. 1895. Abt. f. Ontogenie. Bd. VIII. S. 373.

[4] l. c. p. 272.

[5] l. c. S. 114.

Mundknorpel ansetzen und PARKER[1] außerdem die Mittelstücke mit einem verdickten, lippenartigen Saum eines nicht knorpeligen Gewebes abschließen. Die Mittelstücke der vorderen Reihe sollen außerdem durch Band dicht, aber doch einigermaßen beweglich verbunden sein. Aus der hinteren Ecke der zweiten Stücke entspringen ohne Unterbrechung das große und kleine »Zungenbeinhorn«.

Die Schilderung P. FÜRBRINGERS schließt sich im wesentlichen an die von J. MÜLLER an; sie entspricht den mit freiem Auge am präparierten Zungenbein wahrnehmbaren Verhältnissen. NEUMAYER hat bereits die Einheitlichkeit des vorderen Mittelstückes erkannt; seine weitere Darstellung entspricht jedoch nicht den Verhältnissen, wie sie das fertige Skelettstück darbietet.

Am eingehendsten ist die Darstellung, welche AYERS und JACKSON[2] vom Unterkiefer (basal plate) von *Bdellostoma* gegeben haben; aber auch diese zeigt einige Abweichungen von meinen Befunden bei *Myxine*.

Ich habe in Fig. 32 das freipräparierte Skelettstück in ventraler (*V*) und dorsaler (*D*) Ansicht dargestellt und die verschiedenen Gewebe farbig bezeichnet. Rot bedeutet hartes, blau weiches Knorpelgewebe, gelb knorpelartiges, blasiges (vesiculöses) Stützgewebe und farblos (bei *FN* und *L*) gewöhnliches Bindegewebe.

Wie man sieht, stellen die Mittelstücke der vorderen Reihe ein einheitliches hartes Knorpelstück, *VMS*, dar, welches caudad in zwei durch die »rhomboidalische Lücke« *L* gespaltene Schenkel ausläuft. Von der rostralen Spitze dieser Lücke zieht eine seichte Furche auf der dorsalen Fläche nach vorn, welche sich gegen den rostralen Rand *RR* verliert, aber bei Betrachtung mit freiem Auge eine Zweiteilung dieses vorderen Mittelstückes vortäuschen kann. Von einer quer, mit nach vorn gerichteter Konkavität über dieses Mittelstück verlaufenden Naht, wie sie AYERS und JACKSON beschreiben, ist bei *Myxine* nichts zu sehen.

Der vordere Teil des Mittelstückes, welcher mit einem konkaven, in zwei seitliche stumpfe Höcker auslaufenden Rand[3] abschließt, senkt sich etwas tiefer ventrad als die Seitenstücke *VSS* und ragt so, von der Seite gesehen, nach unten vor. Dadurch entsteht zwischen dem Mittelstück und den Seitenstücken jederseits eine Art flacher Rinne, in welcher die durch eine mediane Lücke gespaltene oder gedoppelte Sehne des Vorziehers der Zunge schleift (Fig. 33 *PS*). Die hartknorpeligen Seitenstücke *VSS* überragen das Mittelstück nach vorn und sind von letzterem teils durch eine mit Bindegewebe erfüllte Naht *FN* getrennt, teils (im caudalen Abschnitt) durch blasiges Stützgewebe *VN* damit verbunden. Die vorderen Ränder der Seitenstücke und des Mittelstückes werden durch eine mächtige Masse blasigen Stützgewebes einheitlich verbunden. Dieses Gewebe bildet am rostralen Rand der Mittelplatte eine ventrad gekrümmte Lippe *R*, welche durch den Schlitz der Sehne des Zungenvorziehers durchgesteckt erscheint und die Rinne für diese Sehne vertiefen hilft. Von den vorderen Rändern der Seitenstücke setzt sich das blasige Stützgewebe bei *RR* als mächtige, am Querschnitt keilförmige Masse dicht unter der Haut des Mundschlitzes an der inneren Seite desselben fort, indem sie mit nach abwärts gerichteter Schneide die Muskeln von der Haut trennt. Von der obersten Ecke der Seitenstücke, bei *MK*, entspringt ein weichknorpeliger Stab, welcher sich in der äußeren oberen Schneide des Keiles von blasigem Stützgewebe nach aufwärts krümmend in zwei Tentakel spaltet.

---

[1] l. c. p. 392.

[2] Journ. of Morphol. Vol. XVII. 1900. p. 202.

[3] Vgl. NEUMAYER, l. c. Textfig. *a*.

Die Knorpel der zweiten Reihe *HMS* bilden ebenfalls ein einheitliches Stück, welches allerdings in der Medianlinie eine weichknorpelige Naht *N* besitzt, welche jedoch den rostralen Rand des hinteren Mittelstückes nicht erreicht. Dieser rostrale Rand erscheint an seinen Innenflächen, welche die caudale Begrenzung der »rhomboidalischen« Lücke bilden, mit dem vorderen Mittelstück kontinuierlich, aber biegungsbeweglich durch weichen Knorpel *KB* verbunden. Die äußere Fläche des rostralen Randes erscheint mit dem caudalen Ende der vorderen Seitenstücke teils durch blasiges Stützgewebe *VN*, teils durch ein derb-fibröses Gewebe mit verstreuten kleineren Gruppen blasiger oder Knorpelzellen verbunden. Von der oberen äußeren Ecke am caudalen Ende des hinteren Mittelstückes entspringt wieder ein weichknorpeliger Stab bei *H*, welcher sich bald in zwei spaltet und die bewegliche Verbindung des Unterkiefers mit dem Schädel herstellt.

Die caudalen Ränder des hinteren Mittelstückes weichen, ähnlich wie die rostralen, auseinander und gehen hier teils durch Vermittlung weichen Knorpels, teils unmittelbar in das blasige Stützgewebe des mächtigen, ausgehöhlten Kieles *K* über, welcher eigentlich nichts andres als einen Muskelansatz darstellt.

Dieser »Zungenbeinkiel« besitzt in seinem rostralen Teil am Querschnitt eine **U**-förmige, im caudalen eine **V**-förmige Gestalt mit dorsad gerichteter Konkavität. In seinem mittleren Abschnitt erscheint er auf kurze Strecke durch eine fibröse Haut zu einer vollkommenen Röhre geschlossen (Fig. 32 *D* und 35).

Nach diesen Bemerkungen über die äußere Gestalt des sog. Zungenbeins wende ich mich nunmehr zur Schilderung des histologischen Baues des »Zungenbeinkiels«. Aus derselben werden wir ersehen, daß die knorpelige Beschaffenheit eines Gewebes in rein physikalischem Sinne nicht genügt, um dasselbe auch histologisch als Knorpel bezeichnen zu können, eine Erfahrung, für welche bereits andre Beispiele in der Gewebelehre vorliegen, z. B. der sog. Lidknorpel des Menschen, die Rückensaite der Fische, der Sesamknorpel in der Achillessehne des Frosches u. a. m.

Die ganze knorpelähnliche Masse des »Zungenbeinkiels« wird von einer derben fibrösen Hülle umschlossen (Fig. 35 *iP*, *aP* und 37), von der aus gröbere Bindegewebssepten (Fig. 35 *S*) in radiärer Anordnung das Innere durchsetzen.

Die Ähnlichkeit dieser Umhüllung mit einem Perichondrium ist nicht von der Hand zu weisen, da sich zwischen den Faserbündeln da und dort auch platte, indifferente Zellen eingelagert finden; doch fehlen im allgemeinen die allmählichen Übergänge dieser flachen zu den für das fertige Gewebe charakteristischen Zellen, wie man das beim Perichondrium zu sehen gewohnt ist. Ich betone dies hier deshalb, weil STUDNIČKA[1] »überall da, wo dieses Gewebe für sich abgeschlossene Skelettstücke baut«, ein vollständiges Analogon eines Perichondriums findet, dessen Zellen allmählich in die des »Vorknorpels« übergehen; er hat dabei speziell die »Tentacularvorknorpel« einiger Knochenfische im Auge. Am Zungenbeinkiel der *Myxine* wird die Umhüllung auf lange Strecken hin von einem zellarmen oder vollkommen zellfreien Fasergewebe gebildet, ähnlich wie man es am »Perichondrium« gewisser Knorpel von Wirbellosen sehen kann. Die äußersten Schichten der fibrösen Umhüllung sind stets zellenhaltig und auch von zarten elastischen Fäserchen durchflochten.

Die erwähnte radiäre Anordnung der Bindegewebssepten am Querschnitt entspricht augenscheinlich am besten der mechanischen Leistung dieses Organs, ist also eine funktionelle Struktur und steht in Übereinstimmung mit der Anordnung der Spannungsachsen, wie sie das polarisierende Mikroskop im Knorpel aufgedeckt hat; sie erscheint besonders nahe der Medianlinie des Zungenbeinkiels, unmittelbar unter dem fibrösen Überzug scharf ausgeprägt, wo die Bindegewebsbalken mit dreieckig verbreiterter Basis demselben so aufsitzen, daß zwischen zwei benachbarten Balken längliche Nischen mit nach auswärts gerichteter Konvexität entstehen (Fig. 37 *n*). Wie Tangentialschnitte zur Oberfläche lehren (Fig. 36), entsprechen die Nischen Längsschnitten durch zylindrische oder unregelmäßig polygonale Zellsäulen, welche voneinander durch ein Faserbalkenwerk getrennt werden, das dort, wo mehrere Säulen aneinander grenzen, am reichlichsten entfaltet erscheint, so daß es im Querschnitt zwickelartige Verbreiterungen (Fig. 36 *ZW*) bildet.

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 356.

Gegen die Mitte der Querschnitte (Fig. 37 *K*) wird die radiäre Anordnung der Balken etwas verwischt dadurch, daß letztere sich in feinere Faserzüge aufspalten (*S'*), die ein nach allen Richtungen sich durchkreuzendes Flechtwerk bilden, dessen Alveolen nicht mehr, wie in den peripheren Teilen, von ganzen Zellgruppen (Säulen) (Fig. 38), sondern meist nur von einzelnen, zu bedeutender Größe — sie erreichen Durchmesser bis zu 60 μ und mehr — gediehenen blasigen Zellen eingenommen werden (Fig. 37 *K*).

Während also in der Mitte der knorpelartigen Masse die größten Zellen liegen, nimmt ihre Größe gegen die Peripherie zu ab und damit die Anzahl der in einer Nische oder Säule vereinigten Zellen zu. Die unmittelbar an den Faserüberzug grenzenden Zellen sind meist in der Richtung senkrecht zu ersterem stark abgeplattet und den Kuppen der Nischen entsprechend schüsselartig nach außen gewölbt.

Bereits an Schnitten gewinnt man den Eindruck, daß gegen die Mitte der knorpelartigen Masse zu die gröberen Bindegewebsbalken sich fächerförmig verbreitern und zum Teil in membranöse Scheidewände mit faseriger Struktur übergehen (Fig. 37 *S'*). Daß dem in der Tat so ist, kann man leicht an Isolationspräparaten bestätigt finden.

Es kommt auch hier, wie ich dies für den Schleimknorpel von *Ammocoetes* beschrieben habe[1], zur Bildung von Faserplatten, welche streckenweise ein mehr homogenes Aussehen annehmen können und welche mit den Faserbündeln sich an der Bildung des intercellulären Alveolenwerkes beteiligen. Auch hier besteht dieses Faserplattenwerk, wie bei *Ammocoetes*, aus echter leimgebender Substanz, wie man durch die Essigsäurereaktion nachweisen kann.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. S. 637 u.f.

Diesen Bindegewebsbalken und -platten angelagert findet man kleine Zellkörper mit stark färbbarem Kern, welche oft, besonders an den verbreiterten Stellen des Fachwerkes, zu größeren Gruppen angesammelt erscheinen (Fig. 36 *ZW* und 37 *K′*) und sich durch die homogene Beschaffenheit ihres Kerns und den spärlichen Protoplasmakörpern wesentlich von den großen blasenförmigen Zellen, welche in den Alveolen und Nischen liegen, unterscheiden.

Teilweise stimmen diese Zellen in ihrem Aussehen vollkommen mit den Bindegewebszellen der fibrösen Umhüllung überein und erscheinen ihre Kerne stäbchenförmig verlängert in der Richtung der Bindegewebsbalken zwischen den blasigen Zellen; sie gehören demnach offenbar dem bindegewebigen Fachwerk selbst an und dies ist ein Unterschied vom »Pseudoknorpel« in der Achillessehne des Frosches, in welchem nach STADELMANNS[1] Behauptung, die ich bestätigen kann, das Bindegewebe niemals eigne Zellen besitzt. Teilweise scheint es sich um eine Art von Reservezellen zu handeln, welche in der Entwicklung zurückgeblieben sind, aber sich gegebenenfalls in blasige oder andersartige Zellen umwandeln können.

STUDNIČKA[2] hat diese Zellen u. a. ebenfalls bei *Myxine* beschrieben und stellt sie in Analogie mit den von mir als Intercalarzellen bezeichneten Gebilden in frühembryonalen Knorpeln.

Was nun die blasigen Zellen anlangt, so verleihen sie dem Gewebe sein knorpelähnliches Aussehen und verweise ich betreffs ihres feineren Baues auf meine bereits an andrer Stelle gegebene Schilderung[3]. Sie erscheinen glasartig durchsichtig nach Behandlung mit Alkohol, Pikrinsublimat und Pikrinschwefelsäure, während sie nach Einwirkung von Chromsalzen eine körnige Trübung ihres Zellleibes zeigen, die besonders nach Färbung mit Kongorot, das sie bei Untersuchung in Glycerinwasser eine Zeitlang lebhaft festhalten, deutlich hervortritt (Fig. 39 *Z*).

Sonst nehmen sie Farbstoffe, besonders im Vergleich zu den Knorpelzellen, fast gar nicht an, entbehren stets der in letzteren beschriebenen basophilen Körnchen und erscheinen daher in der Regel, besonders die größten, ganz schwach gefärbt oder farblos und bis auf die sphärenartige Partie im Protoplasma glasartig homogen. Um so bemerkenswerter ist das allerdings seltene Vorkommen von

---

[1] Die Histologie des »Pseudoknorpels« in der Achillessehne des Frosches. Diss. Königsberg i. Pr. 1878.

[2] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 367 u.f.

[3] Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Bd. CV. 1896. S. 22.

Mitosen in diesen Zellen (Fig. 34), die, wie schon bemerkt wurde, durch ungemein scharf hervortretende Spindelfasern ausgezeichnet sind. Der Protoplasmaleib solcher in Mitose befindlicher Zellen zeigt dann aber allerdings eine etwas dichtere, deutlich körnige Beschaffenheit. Daneben werden aber viel häufiger direkte Kernzerschnürungen gesehen, die zur Bildung zwei- und mehrkerniger Zellen führen.

Zerzupft man ein Stückchen des in MÜLLERscher Flüssigkeit gehärteten Gewebes in Wasser, so fallen viele Zellen aus ihren Nischen und gleichen dann oft ganz abgeflachten Epithelzellen. Man kann sich aber durch Rollen derselben unter dem Deckglase leicht überzeugen, daß es sich um kugelige oder polyedrische Gebilde handelt; die polygonalen Begrenzungsflächen treten besonders nach Färbung mit Kongorot deutlich hervor (Fig. 39). Bereits an Schnitten kann man erkennen, daß diese Zellen nicht unmittelbar in Lücken des bindegewebigen Platten- und Faserwerkes eingebettet sind, sondern daß um jede derselben ein gleichmäßiger zarter Kontur als Ausdruck einer dünnen Membran oder Kapsel sichtbar ist (Fig. 38 *M*).

An mit Kongorot gefärbten Isolationspräparaten aus MÜLLERscher Flüssigkeit in verdünntem Glycerin bekommt man leicht einzelne Zellgruppen mit den Membranen oder, da die Zellen leicht aus ihrer Umhüllung herausfallen, die Membranen allein zu Gesicht (Fig. 39 *A*). Niemals isoliert man die Umhüllung einer Zelle allein, sondern stets hängen mit derselben scheidewandartige Fortsätze zusammen, die sich zwischen die Nachbarzellen einschieben und so ein dünnwandiges intercelluläres Fachwerk darstellen, welches durch das ganze Gewebe zusammenhängt und in dessen Alveolen die Zellen eingelagert erscheinen. Es liegt demnach hier ein Verhalten vor, wie wir es beim Kiemen- und Schwanzknorpel von *Ammocoetes* und den diesen ähnlichen Knorpeln von *Myxine* kennen gelernt haben und wie es RENAUT[1] und STADELMANN[2] auch für das Sesamknötchen in der Achillessehne des Frosches nachgewiesen haben.

Diese strukturlose Membran ist zweifellos eine von den Zellen selbst gelieferte Oberflächenbildung, welche nach Art einer Intercellularsubstanz ausgeschieden bzw. von den Zelloberflächen differenziert wird.

Zwischen den Zellen einer Nische oder Zellsäule stellen diese Membranen die einzige Intercellularsubstanz dar (Fig. 38) und dringen in dieselbe keine faserigen Bildungen ein. Selbst im »Zungenbeinkiel«, dessen Bindegewebsgerüst so reich entwickelt ist, vermögen die Bindegewebsfasern die dünnen Scheidewände niemals zu ersetzen und niemals werden, wie Studnička[1] meint, die Zellen ausschließlich durch die dickeren Bindegewebszüge oder Lamellen voneinander abgegrenzt.

---

[1] Recherches sur la transformation vésiculeuse des éléments cellulaires des tendons. Arch. de physiol. T. IV. 1872. p. 285.

[2] l. c.

Wir haben demnach hier ein Gewebe vor uns, welches manche Analogien mit der einfachsten Form echten Knorpelgewebes, wie es z. B. in den genannten Knorpeln von *Ammocoetes* und *Myxine* vorliegt, darbietet.

Hier wie dort sehen wir verhältnismäßig voluminöse Zellen, welche in ein Alveolenwerk dünnwandiger, membranen- oder kapselartiger Grundsubstanz eingeschlossen erscheinen. Die durch diesen Bau bedingten physikalischen Eigenschaften des Gewebes stimmen mit denen echten Knorpels ebenfalls überein, so daß die ältere Auffassung desselben als einer Form des Zellknorpels verständlich erscheint.

Die genauere Untersuchung hat aber wesentliche Unterschiede vom echten Knorpelgewebe ergeben, so daß anderseits die Bezeichnung »Pseudoknorpel«, welche Stadelmann für dieses Gewebe im Sesamknötchen der Achillessehne des Frosches aufgestellt hat, als vollkommen gerechtfertigt bezeichnet werden muß.

Ich habe diese Unterschiede schon kurz erörtert und zu zeigen versucht, daß dieser Pseudoknorpel nur ein Glied in einer langen Reihe ähnlicher Gewebe bildet, welche ganz allmählich von der einfachsten Form der Stützsubstanz bei Wirbellosen zum typischen Knorpelgewebe der höheren Wirbeltiere hinüber führt[2].

Damit ist auch auf eine genetische Verwandtschaft dieses Gewebes mit dem Knorpelgewebe hingewiesen, welche in mannigfacher Form zum Ausdruck kommt.

Da eine übersichtliche Darstellung dieser Gewebe, welche ich unter der Bezeichnung des vesiculösen oder blasigen Stützgewebes zusammengefaßt habe, den Gegenstand meiner nächsten Mitteilung bilden soll, sei hier zur Charakterisierung des Verhältnisses des den Zungenbeinkiel zusammensetzenden Gewebes zum echten Knorpelgewebe kurz folgendes bemerkt:

Abgesehen von den geschilderten morphologischen Verschiedenheiten zwischen den blasigen und echten Knorpelzellen, fehlt den ersteren eine Haupteigentümlichkeit der letzteren, nämlich die leichte Loslösung von ihrer Kapselwand unter Ausziehung spitzer Protoplasmafortsätze, wodurch die bekannten Bilder von »sternförmigen« Knorpelzellen entstehen.

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 364.

[2] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 464.

Gerade jene Mittel, welche Knorpelzellen in der genannten Weise verändern, wie z. B. Alkohol, Formalin, MÜLLERsche Flüssigkeit, lassen die Zellen des »Zungenbeinkiels« fast ganz unverändert. Es scheint mir im Gegenteil, daß die Zellen an Präparaten aus Pikrinsublimat oder Pikrinschwefelsäure häufiger von ihren Wänden losgelöst erscheinen; diese Loslösung ist aber stets eine flächenhafte und findet nie unter Bildung von zackigen Fortsätzen statt, die noch mit der Kapsel in Verbindung blieben.

Weiter hebe ich hervor, daß die blasigen Zellen mit der Bildung ihrer dünnen kapselartigen Intercellularsubstanz ihre Tätigkeit gleichsam erschöpft haben, worauf ja auch der Verlust einer eigentlichen Protoplasmastruktur ihrer Zellkörper hindeutet. Echte Knorpelzellen hingegen vermögen durch ihre »Kapsel«, d. h. durch die erste gebildete Lage von circumcellulärer Substanz hindurch auch auf benachbarte geformte Elemente (collagene und elastische Fasern) einzuwirken und dieselben entweder aufzulösen, zu assimilieren oder der von den Zellen erzeugten Grundsubstanz einzuverleiben, zu maskieren.

Nicht unwichtig scheint mir ferner eine Beobachtung, welche ich über das Verhalten der blasigen Zellen dort machen konnte, wo sie einer dauernden Reibung oder Abscherung ausgesetzt sind. Bekanntlich sind es gerade diese Faktoren, welche nach ROUX die Entstehung und Erhaltung des Knorpelgewebes bedingen. Mit dieser Anschauung in Übereinstimmung steht die von mir mitgeteilte Tatsache, daß das blasige Stützgewebe, wo es zur Gelenkbildung herangezogen wird, als solches zu bestehen aufhört und sich in Knorpel umwandelt[1].

An der oben geschilderten Stelle nun, wo die Sehne des Vorziehers der Zunge um den rostralen Rand des sog. Zungenbeins geschlungen ist und auf dem hier befindlichen Kissen von blasigem Stützgewebe hin- und hergleitet (Fig. 32 *V* bei *R*, Fig. 33 bei *PS*), sieht man letzteres ebenfalls verschwinden bzw. in ein derbfaseriges lamelläres Bindegewebe umgewandelt, zwischen dessen Bündeln zahlreiche flache Zellen eingeschlossen erscheinen (Fig. 42 *B*). Die blasigen Zellen gelangen also hier gar nicht zur Entwicklung, sondern erst allmählich wieder in einer gewissen Entfernung von der unmittelbar vom Sehnendruck betroffenen Oberfläche (*BZ*). Von besonderem Interesse ist es, daß es mir gelungen ist, bei einem Tiere an dieser Reibungsstelle in dem derbfaserigen Gewebe einen winzigen Knorpelkern zu entdecken (bei *K*).

---

[1] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 469.

Aus diesen Beobachtungen scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß die Zellen des blasigen Stützgewebes auch eine etwas andre biologische Bedeutung besitzen als echte Knorpelzellen, oder daß wenigstens die mechanische Leistung des blasigen Stützgewebes nur teilweise jener des echten Knorpelgewebes entspricht. Damit haben wir auch die genetische oder besser gewebsbildende Verwandtschaft beider Gewebe berührt. Dieselbe findet darin ihren Ausdruck, daß gelegentlich Bildungszellen des blasigen Stützgewebes sich in echte Knorpelzellen umwandeln können.

So finde ich im fibrösen Überzug des sog. Zungenbeinkiels stellenweise einzelne Zellen des ersteren von einer dicken, stark färbbaren »Kapsel« umgeben, während die Zellen selbst kleiner und dicht protoplasmatisch bleiben (Fig. 40 *KZ*).

Aber auch mitten im Gewebe des Zungenbeinkiels kann man gelegentlich einzelne Knorpelzellen oder kleine Gruppen von solchen beobachten, die dann aber stets aus den indifferenten Zellen des Fasergerüstes und nicht aus fertigen blasigen Zellen hervorgegangen sind, wie schon ihre Lagerung, sowie ihre wesentlich geringere Größe erkennen lassen.

Dieses geschilderte eigentümliche Gewebe, welches im sog. Zungenbeinkiel ein mächtiges Skelettstück bildet, das man vom histomechanischen und funktionellen Standpunkte aus ganz gut als Knorpel bezeichnen könnte, um so mehr, als es von einer derben Faserhaut, einer Art Perichondrium rings umschlossen wird, findet sich aber bei *Myxine* noch an andern Stellen als Skelettgewebe verwendet und zeigt die Art und Weise dieser Verwendung, ebenso wie der feinere Bau dieses Gewebes deutlich seine vermittelnde Stellung zwischen echtem Knorpel und faserigem Bindegewebe. So bildet es an der dorsalen, konkaven Fläche des rinnenförmigen »Zungenbeins« dort, wo es bereits hartknorpelig geworden ist, zwei dünne, leistenförmige Aufsätze (Fig. 32 *D*, *S*), welche von der Masse des Zungenbeinkiels entspringend, zunächst über den freien, dorsalen Rändern desselben verlaufen, dann in die Rinne des hartknorpeligen Zungenbeins hineinrücken und hier parallel gegen den rostralen Rand nach vorn ziehen, um sich dort miteinander und mit dem kissenartigen Überzug zu vereinigen

(Fig. 32 *D*). Sie dienen zur Vertiefung der Rinne, in welcher, wie in einer Schlittenbahn, die Sehne des Retractor linguae gleitet. J. Müller[1] hat diese Lippen als »sehnenhäutige Vorsprünge« beschrieben. Da sie allseitig von einer Faserhaut umschlossen sind, können sie ebenfalls noch als selbständige Skelettstücke gelten. Als selbständige knorpelige Masse findet man dieses Gewebe weiter in Form eines horizontal und quer gelagerten Stäbchens vor und unter der vorderen Vereinigung der Gaumenleisten, welches sich caudad in zwei längliche, im Querschnitt rundliche Fortsätze gabelt; letztere umfassen die Basis des Gaumenzahns. Weiter in Form eines »vorn und hinten zugespitzten platten Knorpelschildes«[2] in der oberen Wand zwischen den gespaltenen Wurzeln des mächtigen Längenmuskels der Zunge, wo es Muskelfasern zum Ansatze dient.

Dann findet sich aber dasselbe Gewebe als Füll- und Übergangsgewebe zwischen hartem und weichem Knorpel oder zwischen Knorpel und Bindegewebe; so in der geschilderten Anordnung am rostralen, ausgehöhlten Rande, sowie zwischen den hartknorpeligen Stücken des sog. Zungenbeins (Fig. 32) und zwischen der vorderen Platte und den hinteren Knorpelbogen des Zungenknorpels (Fig. 33 *Sp*).

Schließlich findet sich das Gewebe aber auch als inselförmige Einlagerung im Sehnengewebe und zwar im durchbohrten Teile der Sehne des M. retractor linguae bis zu seiner Ausstrahlung in den Körper der Zunge und im dorsalen Teil der Sehne des Vorziehers der Zunge bis an den rostralen Rand des Zungenknorpels.

Besonders an ersterer Stelle handelt es sich also um eine vollständige Analogie mit den Sesamknötchen in verschiedenen Sehnen bei Anuren und Reptilien und müssen hier diese blasenförmigen Zellen der *Myxine*, wie bei den genannten Tiergruppen, als eigentümlich metamorphosierte Zellen des fibrösen Gewebes angesehen werden.

Nicht an allen diesen genannten Stellen bietet das blasige Stützgewebe das gleiche Aussehen, wie ich es im »Zungenbeinkiel« beschrieben habe.

Abgesehen davon, daß an keiner Stelle das zierliche, stützende Balkenwerk, dessen tektonische Anordnung für den Zungenbeinkiel so bezeichnend ist, wiederkehrt, zeigen seine Zellen nur noch in den mittleren Partien aus diesem Gewebe gebauter, selbständiger Skelettstücke jene bedeutende Größe und glasartige Beschaffenheit, die

---

[1] Vgl. Anat. d. Myxinoiden, l. c. 1834, S. 117 und Taf. VI, Fig. 5 *a*.

[2] Joh. Müller, l. c. S. 117.

Kerne das charakteristische lockere, wie aus isolierten Chromosomen bestehende Kerngerüst. Wo das blasige Stützgewebe an Knorpel stößt, werden die Zellen kleiner, ihr Protoplasma dichter und daher stärker färbbar, ebenso der Kern. Zwischen ihnen ist ein Flechtwerk einzelner, dünner Bindegewebsbündelchen, oder an manchen Stellen, wie z. B. in dem wulstartigen Überzuge am rostralen Rand des sog. Zungenbeins (Fig. 32 *RR*, Fig. 41), oder zwischen den hartknorpeligen Stücken der ersten und zweiten Reihe (Fig. 32 *VN*) vorwiegend elastische Fasern zu sehen.

Die elastischen Fasern, wie das elastische Gewebe von *Myxine* und *Petromyzon* überhaupt, zeigt in Hinsicht auf seine Färbbarkeit, ähnlich wie der Knorpel, ein ganz besonderes Verhalten. Bevor ich auf dasselbe eingehe, seien mir einige kurze Bemerkungen über die Verteilung des elastischen Gewebes bei *Myxine* gestattet.

Elastische Fasern finden sich in Gestalt ziemlich mächtiger, parallel laufender Züge im Perichondrium des sog. Zungenbeins, besonders an dessen inneren und vorderen Rändern. Weiter finden sie sich wohl entwickelt im Perichondrium der weichen Knorpel des Schlundgerüstes, besonders an ihrer Basis. Hier bilden sie mit leimgebendem Gewebe zusammen eine derbere Hülle um den Knorpel, durch welche die laterale Knorpelgerte von dem gleich zu besprechenden, eigentümlichen Stützgewebe getrennt wird. Elastische Fasern finden sich in der Sehnenscheide des Retractor linguae, an der Außenfläche der das Rückenmark unmittelbar umschließenden Bindegewebsschicht, in der häutigen Gehirnkapsel, spärlich in der äußeren lockeren Schicht der fibrösen Umhüllung des Zungenbeinkiels, in einzelnen Muskelsepten und Gefäßwandungen. Ein mit zahlreichen starken elastischen Längsfasern durchsetztes Band schließt sich an den freien Rand der aus blasigen Zellen gebauten Streifen an, welche im sog. Zungenbein die Bahn der Retractorsehne bilden.

Was nun das Verhalten des elastischen Gewebes bei verschiedenen Färbungen anlangt, so war mir schon bei meinen ersten Versuchen (1895) aufgefallen, daß sich an Alkoholmaterial die Elastica chordae von *Ammocoetes* mit saurem Orceïn nach Unna-Tänzer absolut nicht färbte, bei der Doppelfärbung nach Mörner mit Tropäolin-Methylviolett nahm sie die gelbe Farbe an, und bei Überfärbung mit verdünnter, wässeriger Fuchsinlösung und Differenzierung mit 1⁰/₀igem Salzsäurealkohol zeigte sie eine starke Rotfärbung; ebenso verhielt sich in allen diesen Fällen der harte Knorpel:

Die Elastica der *Myxine* färbt sich, wie die von *Ammocoetes*, bei Färbung mit konzentrierter Pikrofuchsin- oder Pikro-Methylblaulösung gelb; bei Anwendung maximal verdünnter Lösungen rot, beziehungsweise blau; bei simultaner Färbung in stark verdünnter Eosin-Methylenblaumischung blau, ebenso mit Mallorys Anilinblau-Orange G-Oxalsäuregemisch und mit Delafields Hämatoxylin-Tonerde. Färbt man jedoch mit Metanilgelb oder Tropäolin vor, so bleibt die Elastica gelb, auch bei nachfolgender Hämatoxylinfärbung.

Ähnlich widersprechende Ergebnisse zeigen auch die Färbungen der elastischen Fasern. Sie färben sich sehr häufig mit sog. basischen Farben (Dahlia, Methylviolett, Methylenblau) und auch mit Delafields Hämatoxylingemisch. Dann färben sie sich aber auch mit Indulin, Nigrosin, Methylblau, Bleu de Lyon und saurem Orceïn.

Studnička[1] versuchte diese »Basophilie« auf Verknorpelungsvorgänge zurückzuführen, was mir deshalb unzulässig scheint, weil die elastischen Fasern der *Myxine* diese Eigenschaft auch an jenen oben genannten vom Knorpelgewebe entfernten Orten zeigen. Mir scheint dieses Verhalten des elastischen Gewebes nur wieder ein Beweis dafür, daß die eingebürgerten Begriffe der Oxy- und Basophilie als feststehende chemische Eigenschaften bestimmter Gewebe nicht aufrecht zu erhalten sind.

Zur Besprechung der verschiedenen Formen des blasigen Stützgewebes bei *Myxine* zurückkehrend, bemerke ich, daß sich die bindegewebige Grundlage zwischen den blasigen Zellen gelegentlich so verdichten und vermehren kann, daß letztere zu kleinen Gruppen oder einzelnen Zellen zersprengt werden und ein faserknorpelartiges Gewebe entsteht, wie dies schon Studnička[2] erwähnt hat. Auch an solchen Stellen, die sich z. B. typisch zwischen dem hartknorpeligen Mittelstücke und den vorderen Seitenstücken des sog. Zungenbeins, am Ansatz des Zungenbeinkiels an den Knorpel usw. finden, erscheinen die blasigen Zellen durch ihre zarten Scheidewände, die um einzeln liegende Zellen einfach als Kapsel erscheinen, vom umgebenden fibrösen Gewebe getrennt.

Der mehr indifferente Charakter dieser kleinen Zellen mit dichtem Protoplasma wird dadurch besonders deutlich, daß in diesem dicht fibrösen Gewebe einzelne Zellen Knorpelgrundsubstanz um sich erzeugen können (Fig. 43 *KK*), so daß die Analogie mit einem Faserknorpel eine vollkommene wird.

Schließlich sind noch zwei eigentümliche Endglieder oder Abarten des blasigen Stützgewebes bei *Myxine* zu erwähnen.

Die eine findet sich um die lateralen Schlundrahmenknorpel (Seitenknorpel des Schlundsegels Joh. Müller), die andre in der Nachbarschaft des Auges, bzw. zwischen diesem und der Nasenkapsel, an der caudalen, lateralen und ventralen Fläche der Ohrkapsel und unter der Haut längs der unteren, lateralen Ränder der Schnauze. An ersterer Stelle wird das Gewebe von zwei fibrösen, einem Perichondrium ähnlichen, Überzügen begrenzt, wovon der innere (Fig. 44 *KP*) gleichzeitig das Perichondrium der knorpeligen Gaumensegelstütze darstellt. Zwischen diesen Faserhäuten erscheinen lange Zellen in dichter, vorwiegend radiärer Anordnung ausgespannt. Sie zeigen an Schnitten ein längsfaseriges Aussehen (Fig. 44 *F*) und weichen da und dort, besonders unter den Überzügen, zur Bildung von Lücken und Vacuolen auseinander (Fig. 44 *L*). Die Kerne dieser Zellen sind, ähnlich wie die der blasigen im Zungenbeinkiel, durch besonders deutliche Chromatinkörnchen ausgezeichnet, die oft zu quer zur Längsachse des Kerns gestellten Platten oder centralen Häufchen vereinigt erscheinen.

---

[1] Über verknorpelte Fasern usw. Sitzungsber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag 1897. Nr. 45 und Anat. Hefte. Bd. XXI, 1903, S. 373 u.f.

[2] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 358.

Isoliert man diese Zellen durch Zerzupfen, dann erweisen sie sich als lange Zellplättchen mit aufgesetzten Rippen und flügelartigen Leisten; letztere verleihen in ihrer Gesamtheit dem Gewebe das streifig-faserige Aussehen. Zwischen den Zellen finden sich allerdings auch zarte Bindegewebsbündelchen und feine elastische Fäserchen, welche von den Überzügen einstrahlen.

Dieses Gewebe färbt sich nicht mit sauren Anilinfarben, um den mittleren und distalen Teil der Knorpelgerte, welche es ringsum oder in mehr oder minder weitem Bogen umfaßt, aber auch nicht mit basischen. Gegen den proximalen hartknorpeligen Anfang der Schlundsegelstütze rückt es an die untere und äußere Fläche der senkrecht gestellten Knorpelplatte und geht hier in ein grundsubstanzreiches schleimknorpelartiges Gewebe über, das sich deutlich mit Schleimfärbemitteln färbt. Einzelne seiner spindel- oder plattenförmigen Zellen findet man hier stets in typische blasige oder auch in Knorpelzellen umgewandelt.

Ein ähnliches Gewebe mit reichlicher, deutlich mit Delafields Hämatoxylin färbbarer Grundsubstanz findet sich an den oben an zweiter Stelle angegebenen Orten (Fig. 45). Seine platten oder spindelförmigen Zellen (*SZ*) sind da und dort in blasige umgewandelt (*BZ'* und *BZ*).

Besonders in der Nachbarschaft des Auges zeigen die in den Lücken der schleimig-faserigen Grundsubstanz liegenden Zellen ganz das zerknitterte oder faltige Aussehen der von Renaut[1] als Falten- oder Krausenzellen beschriebenen Gebilde an der Innenfläche des Perineuriums großer Nervenstämme beim Pferd, um die Retina des *Petromyzon marinus*, des Chamäleons und an andern Orten (Fig. 46 *A*, *B*).

Durch diese Beschaffenheit sind diese Zellen von den blasigen Zellen in den von letzteren gebildeten selbständigen Skelettstücken wesentlich verschieden. Übergänge zwischen beiden Zellformen lassen aber deutlich die Verwandtschaft der Gewebe erkennen, welche bei

---

[1] Compt. Rend. de l'Acad. des sc. 1880. T. XC. p. 711.

Myxine deshalb ein besonderes Augenmerk verdienen, weil sie meist Stellen andeuten, wo nur mikroskopisch nachweisbare Reste von Knorpelgewebe gefunden werden; diese können aber bei der morphologischen und phylogenetischen Betrachtung des *Myxine*-Skelettes nicht außer acht gelassen werden.

Wien, im Januar 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Fig. 1. Harter Knorpel von *Myxine*; aus der Mitte eines Querschnittes durch das hintere Mittelstück des sog. Zungenbeins. Alkohol und in Alkohol, ohne Färbung gezeichnet. Vergr. 500. *Z*, Zelle, ihre Höhle ganz ausfüllend; *K*, Kapsel; *IAH*, Zellhof; *IT*, interterritoriale Grundsubstanz; *I*, im Entstehen begriffene Scheidewand: *Z′*, Knorpelzelle in chondromucoider Umwandlung, welche auch bereits die Kapsel und teilweise den Zellhof ergriffen hat; letzterer zeigt einige konzentrische Schichten.

Fig. 2. Aus einem medianen Längsschnitt durch eine Hälfte des hinteren Mittelstücks. Alkohol; Färbung in stark verdünntem Pikrofuchsin. Kolophoniumeinschluß. *KIH*, Kapsel und innerer Zellhof gleichmäßig stark rot gefärbt; *AH*, äußerer Zellhof gelb; *IT*, interterritoriale Substanz schwach rötlich; *ZW*, interterritoriale Zwickel stark rot; *ZR*, Zellrest in einem solchen; *K′*, Kapsel von der Fläche. Vergr. 500.

Fig. 3. Eine Partie von der dorsalen Oberfläche desselben Schnittes, von dem Fig. 1. Gleiche Behandlung und Vergrößerung. *P*, Perichondrium mit circulär verlaufenden Bindegewebsbündeln und längsverlaufenden elastischen Fasern; *OZ*, oberflächlichste, stark abgeplattete Knorpelzellen; *Z*, Knorpelzellen mit konzentrisch geschichteten Höfen; Z^1 und Z^2, verdämmernde Zellen; *G*, hyaline Grundsubstanz.

Fig. 4. Oberflächenpartie eines Querschnittes durch ein vorderes Seitenstück des sog. Zungenbeins. Alkohol; Färbung wie Fig. 2. *P*, Perichondrium; *A*, oberflächliche Appositionszone; *A′*, oberflächlichste, ausgefranste Zone derselben; *K*, Kapsel; *IH*, innerer, *AH*, äußerer Zellhof; *OZ*, flache Zellen in der Appositionszone; *H*, entstehende Zellhöfe; *Z′*, verdämmernde Zellen. Vergr. 400.

Fig. 5. Eine ähnliche Oberflächenpartie nach rascher Eosinfärbung und Aufhellung mit Nelkenöl. Bezeichnungen wie oben. Vergr. 365.

Fig. 6. Aus einem Frontalschnitt durch das hintere Mittelstück des sog. Zungenbeins. Alkohol; Färbung mit Hämalaun; Kongorot. Die normalen Zellen, ihre Höhlen teilweise vollkommen erfüllend, rotbraun. Die chondromucoid umgewandelten *dK* blau. *ZH*, mit Chondromucoid infiltrierte Höfe um dieselben; *IT*, interterritoriale Zwischensubstanz. Vergr. 365.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die oberflächlichste Anlagerungszone des harten Knorpels (vorderes Mittelstück des sog. Zungenbeins, Alkohol, saures Orceïn nach Unna-Tänzer) von der Fläche des fertigen Knorpels aus gesehen. Bei oberflächlicher Einstellung erscheinen die Knorpelzellen *KZ* in bereits homogener Grundsubstanz, bei tieferer die Streifen *K*, stark gefärbte Kittsubstanzmassen, welche die Bindegewebsfibrillen *B* des Perichondriums einhüllen. *E*, gleichzeitig oder bei tieferer Einstellung erscheinende elastische Fasern. Vergrößerung 365.

Fig. 8. Ein ähnlicher Tangentialschnitt. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin; dieselbe Vergr. Die Grundsubstanz größenteils bereits homogenisiert; einzelne Partien (*F*) jedoch noch deutlich fibrillär. *E*, elastische Fasern; bei *K* solche in Zerfall befindlich.

Fig. 9. Eine Zelle aus dem harten Knorpel im Beginn der chondromucoiden Metamorphose (hinteres Mittelstück des sog. Zungenbeins, Mitte; Färbung mit stark verdünntem polychromen Methylenblau 36 Stunden). *K*, pyknotischer Kern; *W*, metachromatisch gefärbtes Strang-Wabenwerk mit zahlreichen basophilen Körnchen. Vergr. 720.

Fig. 10. Aus einem Querschnitt durch den hinteren Teil des sog. Zungenbeins. Alkohol. 36 Stunden in maximal verdünnter Lösung von rectifiziertem Methylenblau gefärbt. Alkohol, Cajeputöl, Benzol, Kolophonium. *dZ*, chondromucoid metamorphosierte Zelle; *K*, Kapsel; *H*, zusammengepreßter Zellrest; *KF*, lange knotige Fortsätze; *T*, verstreute Tröpfchen. Vergr. 720.

Fig. 11. Dasselbe Objekt. Minutenlange Färbung mit 2 %igem rectifiziertem Methylenblau. *nK*, normale Knorpelzelle; *pK*, pyknotischer Kern einer Zelle im Beginn der Metamorphose; *dZ*, metamorphosierte Zelle; *KF*, kurze Ausströmungen derselben; *KN*, aus der Zellhöhle ausgeströmte chondromucoide Substanz in Form eines knotigen Netzes. Vergr. 720.

Fig. 12. Dasselbe Objekt, dieselbe Färbung und Vergr.; eine in Umwandlung begriffene Zellgruppe. *dZ*, mit chondromucoiden Massen erfüllte Zellhöhlen; *Sch*, Reste der Scheidewände zwischen den Zellen; *hH*, homogener chondromucoider Hof, der in den körnig infiltrierten *T* übergeht.

Fig. 13. Aus der Mitte eines Frontalschnittes durch das hintere Mittelstück des sog. Zungenbeins. Alkohol. van Giesonsche Färbung. *Z*, Zelle; *K*, Kapsel; *IH*, innerer, *AH*, äußerer Zellhof; *IT*, interterritoriale Substanz; *Z'*, in Metamorphose befindliche Zellen; *ZW*, in Grundsubstanz umgewandelte Höfe und Kapseln derselben. Vergr. 340.

Fig. 14. Aus einem Querschnitt durch das sog. Zungenbein. Pikrinsublimat, Hämalaun, Kongorot. *ZR*, körnige Zellreste in blau färbbaren Zwickeln *ZW*. Vergr. 500.

Fig. 15. Deutliche konzentrische Schichtung eines Zellhofes im Beginn des einfachen konzentrischen Zellschwundes. Färbung in sehr stark verdünntem Pikrofuchsin. *KZ*, verdämmernde Kerne der eingeengten Zelle; *K*, verbogene, gequollene Kapsel; *IH*, innerer, *AH*, äußerer Zellhof; *IT*, interterritoriale Substanz. Vergr. 720.

Fig. 16. Zwei Zellbezirke aus dem harten Knorpel des Subocularbogens, an denen durch künstliche Luftfüllung die interterritoriale Substanz *IT*, sowie die konzentrische Schichtung der Höfe *H* und eine in Grundsubstanz sich umwandelnde Zelle *Z* deutlich hervortreten; *ZR*, eingeengte, nicht mehr färbbare Zelle; *K*, gequollene Kapsel. Pikrinsublimat, Hämalaun, Mucikarmin. Vergr. 720.

Fig. 16*A*. Ein Zellterritorium mit deutlicher Gliederung. Vorderer Rand des sog. Zungenbeins. Formol; Jenners Eosin-Methylenblau. *K*, Kapsel; *IH*, innerer Zellhof; die basophilen Lagen desselben teilweise in Körnchen aufgelöst, teilweise in gröberen Massen angehäuft; *AH*, äußerer Zellhof deutlich gestreift; *IT*, interterritoriale Substanz; *ZW*, Zwickel derselben. Vergr. 720.

Fig. 17. Zwei Zellen aus einem Querschnitt durch das vordere Mittelstück des sog. Zungenbeins. Pikrinsublimat, Hämalaun, Kongorot. *H*, kugelschalenartig verdrückte Knorpelzelle mit pyknotischem Kern. Vergr. 500.

Tafel XIII.

Fig. 18. Ein chondromucoid umgewandeltes Zellterritorium *ZT* aus dem harten Knorpel (Längsschnitt durch das hintere Mittelstück des sog. Zungenbeins. Alkohol, Eosin-Methylenblau; siehe Text S. 196). Beginn der Umwandlung der chondromucoiden Masse in harte Knorpelgrundsubstanz in Form von Kugeln (*HK*). Vergr. 720.

Fig. 19. Ein weiteres Stadium dieser Umwandlung. Zusammenfließen der mit Eosin gefärbten Kugeln *HK*; dazwischen chondromucoide Körner. Flachschnittserie durch das sog. Zungenbein, Delafields Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 720.

Fig. 20. Aus demselben Schnitt, wie Fig. 14. *dK*, pyknotischer Kern einer Knorpelzelle im Beginn der chondromucoiden Umwandlung. *H*, halbmondförmiger Zellrest; *a*, einfacher Schwund einer Knorpelzelle; *m*, Ausfüllung einer Zellhöhle mit harter Grundsubstanz. Vergr. 500.

Fig. 21. Ausfüllung eines chondromucoid umgewandelten Zellhofes, dessen Grenzen *ZH* scharf hervortreten durch Bildung harter Balken *hB*; *R*, Lücken mit Chondromucoidkörnchen. Alkohol, saures Orceïn nach Unna-Tänzer. Vergr. 500.

Fig. 22. Aus demselben Schnitt wie Fig. 19. Ein vollkommen mit harter Grundsubstanz ausgefülltes Zellterritorium *HT*, das sich deutlich, bei *iT* gegen die Nachbarschaft abgrenzt. Daneben ein zweites, fast vollkommen ausgefülltes; *HT*, harte Grundsubstanz; *CH*, Reste chondromucoider Körnchen in derselben; *H*, noch nicht ausgefüllte Lücke. Vergr. 720.

Fig. 23. Mittelpartie aus dem Querschnitte durch das vordere Seitenstück des sog. Zungenbeins. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. Homogenisierung der centralen Partie *hK* durch Umwandlung und Kompression der Zellen und ihrer Höfe. *dK*, pyknotische Kerne in Umwandlung begriffener Zellen; *nK*, normales Knorpelgewebe der Umgebung. Vergr. 270.

Fig. 24. Weichknorpeliger Rest aus dem Subcutangewebe längs des Mundschlitzes einer *Myxine*. *K*, eine einzelne Zelle mit Kapsel, bei *i* Verschmelzen der Kapseln zu Intercellularsubstanz. Vergr. 500.

Fig. 25. Weichknorpeliger Rest von der rechten Seite des Oesophagus. *I*, einfache Scheidewände der Grundsubstanz. Vergr. 500.

Fig. 26. Weicher Knorpel aus dem lateralen Labialtentakel. *K*, Kapsel im Profil; *K'*, von der Fläche; *I*, intercapsuläre Substanz; *I'*, einfache Scheidewände. Vergr. 500.

Fig. 27. Partie aus einem Sagittalschnitt durch die ventrale Knorpelplatte der Schwanzflosse. Alkohol, Pikromethylblau. *K*, Kapsel, blau; *I*, intercapsuläre Substanz, grüngelb; *ES*, einfache Grundsubstanzscheidewand; *ZM* und *ZM'*, in Metamorphose befindliche Zellen; letztere kugelschalenartig verdrückt. Vergrößerung 500.

Fig. 28. Weicher Knorpel aus der Naht zwischen den hinteren, harten Mittelstücken des sog. Zungenbeins. *P*, Perichondrium; *A*, oberflächliche Grundsubstanzlage; *oz*, abgeflachte Zelle im Einschluß begriffen; *K*, Kapsel; *H*, Zellhof; *I*, interterritoriale Substanz; *ZW*, Zwickel derselben. Vergr. 500.

Fig. 29. Sehr dünner Querschnitt durch den Zungenbinnenknorpel, Oberflächenpartie. Pikrinsublimat, Hämalaum-Eosin. Vergr. und Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 28.

Fig. 30. Weicher Zungenbinnenknorpel, Flachschnitt durch die Mitte. *i*, im Entstehen begriffene interterritoriale Scheidewände. Übrige Bezeichnungen und Vergr. wie oben.

Fig. 31. Aus demselben Schnitt. Metamorphose eines Zellterritoriums. *I'*, scharf ausgebildete Grenze desselben, einer interterritorialen Scheidewand entsprechend, durch die der Zellhof zweischichtig wird. *ZH*, durch die vorwuchernde Grundsubstanz *G* komprimierte Zellhöhle. Vergr. 720.

Fig. 32. Das sog. Zungenbein (Unterkieferapparat) von *Myxine* frei präpariert, bei *V* in ventraler, bei *D* in dorsaler Ansicht. Die verschiedenen Gewebe, welche sich an der Zusammensetzung desselben beteiligen, sind durch verschiedene Farben gekennzeichnet und bedeutet rot den harten, blau den weichen Knorpel, und gelb das knorpelartige, blasige Stützgewebe. Die ungefärbten Stellen zeigen fibröses Gewebe an, wie in der Lücke *L* und in der Naht *FN*. *RR*, rostraler Rand; *R*, rinnenartige Stelle, über welche die Sehne des Vorziehers der Zunge schleift; *VMS*, vorderes Mittelstück; *VSS*, vorderes Seitenstück; *HMS*, hinteres Mittelstück; *KB*, weichknorpelige Brücke zwischen vorderem und hinterem Mittelstück; *VN*, Naht zwischen vorderem Seiten- und hinterem Mittelstück aus blasigem Stützgewebe; *N*, weichknorpelige Raphe im hinteren Mittelstück. Bei *H* weichknorpeliger Ansatz der sog. Zungenbeinhörner; *K*, »Zungenbeinkiel«; *MK*, weichknorpeliger Ansatz eines Mundknorpels (Tentakels); *S*, Leiste aus blasigem Stützgewebe zur Führung der Sehne des Retractor linguae. Vergrößerung etwa dreifach.

Fig. 33. Freipräparierter Zungenknorpel (Cartilago entoglossa) einer etwa 30 cm langen *Myxine*. Die Farben haben dieselbe Bedeutung wie in voriger Figur. *PS*, rostraler Umschlagsrand der gespaltenen Sehne des Zungenvorziehers; *V*, ventraler Teil dieser Sehne; *VW*, weichknorpelige vordere Platte des Zungenknorpels; *S*, Spalte in derselben von Bindegewebe erfüllt; *HH* und *HH'*, hintere, hartknorpelige Schenkel, median durch die weichknorpelige Naht *N* verbunden; *a*, weichknorpelige Insel; *Sp*, mit blasigem Stützgewebe ausgefüllte Spalte; *H*, weichknorpeliges, distales Horn des Zungenknorpels; *RS*, durchbohrte Sehne des Zurückziehers der Zunge. Die punktierte Linie *RR* zeigt den Umfang des unterliegenden Unterkieferapparates an. Vergr. etwa vierfach.

Fig. 34. Mitose (Äquatorialplatte) mit deutlicher Spindel in einer blasigen Zelle des Zungenbeinkiels. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. Vergr. 700.

Tafel XIV.

Fig. 35. Querschnitt durch den sog. Zungenbeinkiel. Pikrinschwefelsäure; Bindegewebsfärbung nach Ribbert (S. 176). *H*, Höhle, in welcher die Sehne des Zurückziehers der Zunge läuft. *M*, rostrales Ende des durchbohrten Muskelbauches; *N*, Nerv; *iP* und *aP*, innerer und äußerer Faserüberzug, von dem die radiären Septen *S* abgehen; *B*, blasige Zellen zwischen den Septen. Vergr. 27.

Fig. 36. Ein Tangentialschnitt parallel zur konvexen Oberfläche des »Zungenbeinkiels«. Die Septen *S* quergetroffen. *ZW*, zwickelartige Verbreiterungen derselben mit reichlichen Kernen; *n*, Gruppen blasiger Zellen. Alkohol, Hämalaun-Eosin. Vergr. 100.

Fig. 37. Partie eines Querschnittes durch den »Zungenbeinkiel«. 124fach vergrößert. Pikrinsublimat, Hämalaun-Eosin. *Pi*. dorsaler, *Pe*, ventraler, perichondriumartiger Faserüberzug; *S*, radiäre Bindegewebssepten; bei *S'* Auffaserung

derselben; *n*, oberflächliche Nische mit kleineren blasigen Zellen; *K*, große blasige Zellen der Mitte; *K'*, Gruppen kleiner Zellen in den Verbreiterungen der Septen.

Fig. 38. Eine periphere Nische *n* aus der vorigen Figur bei stärkerer (335facher) Vergr. *K*, große blasige Zellen, größtenteils von ihrer Membran *M* zurückgezogen.

Fig. 39. Eine solche Nische durch Zerzupfen mit Nadeln isoliert, mit Kongorot gefärbt und in Glyzerinwasser untersucht. *Z*, blasige Zellen bei *A* aus ihren Alveolen herausgefallen, so daß hier die membranartigen Scheidewände isoliert zu sehen sind; *A'*, diese Wände im optischen Querschnitt.

Fig. 40. Oberflächliche Partie eines Querschnittes durch den »Zungenbeinkiel«. *P*, faseriges Perichondrium mit Zellen; *VZ*, blasige Zellen; *KZ*, Zellen mit dicken färbbaren Kapseln, knorpelähnlich. Vergr. 570.

Fig. 41. Blasiges Stützgewebe mit feinen und stärkeren elastischen Fasern, *E*, vom rostralen Rande des Unterkieferapparates. Alkohol, Delafields Eosin. *S*, membranartige Scheidewände im Profil; *S'*, in schräger Flächenansicht; *Z*, blasige Zellen. Vergr. 500.

Fig. 42. Überzug von blasigem Stützgewebe am rostralen Rande des Unterkieferapparates *KR* (und zwar entsprechend der Rinne *R* Fig. 32, in welcher die Sehne des Zungenvorziehers schleift) in frontalem Längsschnitte. *BZ*, blasiges Stützgewebe; *B*, lamelläres Fasergewebe; *K*, Knorpelkern in demselben; *BZ'*, Zwischenstufen zwischen den indifferenten und blasigen Zellen. Vergr. 150fach.

Fig. 43. Partie des Füllgewebes aus der Naht zwischen dem vorderen Seiten- und hinteren Mittelstück (vgl. *VN* der Fig. 32) des Unterkieferapparates. Aus einem Horizontalschnitt. *HK*, Rand des harten Knorpels; *F*, dicht faseriges Gewebe; *V*, Insel von blasigen Zellen zwischen denselben; *K*, Zellen mit deutlichen Kapseln; *KK*, Zellgruppe mit homogener Grundsubstanz um die Kapseln (Knorpelkern). Vergr. 270.

Fig. 44. Eine Partie des eigentümlichen Stützgewebes um die lateralen Schlundkiemenknorpel. *AP* und *KP*, äußerer und innerer perichondriumartiger Überzug; letzterer zugleich das Perichondrium des Knorpels; *F*, radiär gestellte Faserzellen; *L*, Lücken zwischen denselben. Vergr. 500.

Fig. 45. Eine Partie des schleimknorpelartigen Gewebes vom lateralen unteren Umfange der Ohrkapsel. *B*, Bindegewebsbündel desselben; *BZ*, blasige Zellen; *SZ*, platte Zellen; *BZ'*, Zwischenformen zwischen beiden; *L*, Lücken mit einer homogenen Masse gefüllt, die sich mit Schleimfärbemitteln färbt. Pikrinsublimat, Hämalaun, Eosin. Vergr. 500.

Fig. 46. Zwei blasige, zerknittert aussehende Zellen aus Lücken desselben Gewebes in der Nachbarschaft des Auges; *A* und *B* aus Sagittalschnitten durch Schädel verschiedener Myxinen. Vergr. 700.

Fig. 47. Harter Knorpel, etwa $1^1/_2$ Stunden abwechselnd mit $30^0/_0$iger Chromsäure und Wasser behandelt. *IH*, lamellär aufgeblätterter und losgelöster innerer Zellhof; *AH*, radiär gestreifter äußerer; *IT*, interterritoriale Substanz. Vergr. 500.

Fig. 48. Rest eines Schnittes durch den harten Knorpel, der etwa 3 Stunden wie oben mit $30^0/_0$iger Chromsäure behandelt wurde. *L*, Lücken, aus denen die inneren Zellhöfe ausgelöst wurden; *VZ*, verdämmernde Zellen. Vergr. 150.

Fig. 49. Durch $5^0/_0$ige Natronlauge bei gewöhnlicher Temperatur isolierte Zellhöfe aus dem harten Knorpel. *A*: der äußere Zellhof, *AH*, ganz in Lamellen zerlegt, isoliert; bei *F* die innerste dieser Lamellen von der Fläche; *IT*, isolierte interterritoriale Substanz; *B*: ein ganzes, wahrscheinlich in Umwandlung zu Grundsubstanz befindliches Zellterritorium. Vergr. 720.

Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden.

Von

Albert Basse
aus Kassel.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg i. H.)

Mit Tafel XV, XVI und einer Figur im Text.

Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen wurden in der Absicht unternommen, verschiedene, noch streitige Fragen in der Morphologie der Tardigraden zu klären und mit Hilfe der gewonnenen Erfahrungen sodann die Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen und in ihrer systematischen Stellung noch so zweifelhaften Gruppe des Tierreichs zu studieren. Veranlaßt und ermutigt zu diesem Studium wurde ich besonders dadurch, daß außer den ausgezeichneten älteren Untersuchungen von Plate, auch die neueren von Lance nur am lebenden Tier und an Totalpräparaten angestellt wurden und daß also eine eingehende Untersuchung der feineren Bauverhältnisse mit den neueren Methoden und mit Hilfe von Schnitten weitere Aufklärungen versprach. Nach Überwindung ziemlicher Schwierigkeiten gelang es mir denn auch, Schnittserien von, wie ich glaube, tadellosem Erhaltungszustand herzustellen. Leider wurde ich freilich an der beabsichtigten Weiterführung dieser Studien und eingehenden Ausbeutung des gesammelten Materials, die sich besonders auch auf das Studium der männlichen Tiere erstrecken sollte, durch äußere Verhältnisse gehindert.

Außer den bereits erwähnten Arbeiten von Plate (1888) und Dénis Lance (1896) sind als moderne Arbeiten über Tardigraden die von Lauterborn und v. Erlanger (1895) über die Entwicklungsgeschichte des *Macrobiotus macronyx*, Schaudinn (1901) über das Vorkommen der Tardigraden in den arktischen Gegenden und Richters (1902 und 1903) über die Systematik der Tardigraden besonders zu nennen.

Methodik.

Zum Sammeln des Materials bediente ich mich bei größeren Moospolstern der meist angewandten Methode des »Centrifugierens«.

Die zerkrümelten Moosteile wurden in einem Standzylinder mit viel Wasser übergossen, durcheinandergerührt und durch längeres Stehen wurden die schwereren Teile am Boden gesammelt. Durch Abgießen der oben schwimmenden vegetabilen Bestandteile und mehrmalige Wiederholung hatte ich schließlich in einem kleinen Restschlamm den größten Teil der Lebewesen, Tardigraden, Rotatorien, Nematoden u. a. mehr. Die reichste Ausbeute ergab Sedumrasen. — Um die Tardigraden in den Zustand der Asphyxie zu versetzen, brachte ich sie in Röhrchen mit ausgekochtem Wasser und schloß die Luft durch eine Ölschicht ab. Die besten Konservierungsresultate ergab heißer Sublimatalkohol. Ferner verwandte ich mit gutem Erfolg ZENKERsche Lösung und HERRMANNsche Lösung. Gefärbt wurde mit Hämatoxolin, Eosin, beides zusammen, oder ersteres mit Pikrin, ferner nach HEIDENHAIN; die Totalpräparate wurden mit Pikrokarmin, oder Boraxkarmin gefärbt, oder als ungefärbte Glycerinpräparate untersucht. Beim Überbringen der Tiere von Xylol in Nelkenöl möchte ich die Senkmethode in einem langen Röhrchen empfehlen, um das häufig eintretende Schrumpfen zu vermeiden. Um die Tiere besser zu orientieren, bettete ich sie nach der R. HOFFMANNschen Kollodiummethode ein. Die Dicke der Schnitte betrug 3—5 μ.

Bei der Überwindung der nicht unerheblichen Schwierigkeiten muß ich der kräftigen Unterstützung, besonders Herrn Professors KORSCHELTS, sowie der von Herrn Dr. TÖNNIGES und Dr. MEISENHEIMER, Professor RICHTERS und Professor Dr. LAUTERBORN gedenken und sage ich an dieser Stelle den Herren meinen besten Dank.

Das Integument.

Das Integument der Tardigraden besteht aus der äußeren Chitinschicht und der darunter liegenden Matrix oder Hypodermis. Die Chitincuticula bedeckt den ganzen walzenförmigen Körper und ist dorsal und seitlich in Ringe und Stücke geteilt, die jedoch mit der wahren inneren Segmentierung nichts zu tun haben, wie bereits die früheren Autoren festgestellt haben. Die Chitinhülle ist am vorderen Ende durch die Mundöffnung, am hinteren durch den spaltförmigen After und an der Spitze jeder Extremität zwischen den Krallen durch einen bisher übersehenen Porus durchbrochen. Um die Mundöffnung sitzt eine Anzahl kleiner chitiniger Höcker, bei *Macrobiotus hufelandi* acht. Bei manchen Gattungen, besonders *Echiniscus*, findet man außer auf der Ventralseite auf der ganzen Körperoberfläche regelmäßig angeordnete dorn-, stachel- oder fadenförmige Fortsätze. Diese fehlen bei *Macrobiotus hufelandi.* An den Enden der acht Extremitäten sitzen die Krallen und zwar bei *Macrobiotus* zwei Doppelhaken. Von den Nebenhaken ist der innere, größere nochmals an seinem Ende gegabelt. Zwischen den beiden Krallen breitet sich das Chitin schwimmhautartig aus (Fig. 2). — An der Afteröffnung ist das Chitin leistenartig verdickt und dringt etwas in die Cloake hinein vor. — An den Extremitäten finden wir nicht wie bei den meisten Arthropoden das Chitin in Ringe geteilt, wohl aber ist an der Ansatzstelle der Gliedmaßen an den Körper das Chitin stark verdünnt, so daß eine Art Gelenk entsteht.

Die unter der Chitincuticula liegende Hypodermis besteht aus großen Zellen von rechteckiger Gestalt, die sehr regelmäßig angeordnet sind. Dorsal finden wir vier Reihen von Zellen, welche so angeordnet sind, daß die kürzeren Seiten der rechteckigen Zellen eine gerade Rückenlinie bilden (Fig. 1). Rechts und links davon liegen wieder in eine Reihe geordnet die Kerne der Matrixzellen. Wo die beiden mittleren Zellreihen mit den äußeren zusammenstoßen, laufen wiederum parallel der Rückenlinie die beiden Längsmuskelstämme. Auch an den Seiten sowie besonders ventral ist die Anordnung eine ebenso regelmäßige. Die Matrixzellen sind sehr flach, oft dem Chitin mit der inneren Grenze fest anliegend. Sie bleiben bei den Färbungen sehr hell, der Kern ist verhältnismäßig klein und chromatinarm, auch der Nucleolus ist klein (Fig. 1, 3, 5).

Außerdem findet sich in den Hypodermiszellen, besonders dicht an der Außenseite, bei den meisten Individuen Pigment in Form von kleinen braunen Körnchen. Je älter und je besser genährt das Tier ist, desto pigmentreicher sind die Zellen. In denjenigen Zellen, unter welchen die Muskeln dicht herlaufen, z. B. auf dem Rücken über den beiden dorsalen Längsmuskeln, fehlt das Pigment.

An einigen Stellen des Körpers finden wir lokale Verdickungen der Hypodermis, so z. B. neben der Mundöffnung, wo sie sich jederseits zu einem keulenartigen kleinen Säckchen umbildet, die oberhalb und unterhalb der Mundöffnung seitlich liegen (Fig. 3 *d*). Über die Bedeutung dieser Ausstülpungen kann ich ebensowenig etwas Bestimmtes sagen wie die früheren Autoren. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen, die kleinen Kerne liegen nahe beieinander; das Lumen ist sehr eng. Irgendwelche Secrete habe ich nicht darin beobachten können, doch muß es sich offenbar um eine Drüsenbildung handeln, wie es Plate bereits vermutet hat.

Ferner finden wir an den äußersten Enden der Extremitäten große, kugelige Zellenanhäufungen, die bei den früheren Autoren eine sehr verschiedene Deutung erfahren haben. Doyère glaubte, daß diese Hypodermisverdickungen nur den Krallen als besserer Stützpunkt für diese dienen sollten. Plate und Lance sind der Ansicht, daß die Zellen an dieser Stelle angehäuft sind wegen der infolge der Krallen hier stärkeren Chitinproduktion bei den Häutungen. Den größten Teil der Zellen nimmt Lance jedoch für das Nervensystem in Anspruch und hält den Komplex für Tastorgane. v. Erlanger erkannte zuerst mit Bestimmtheit den drüsigen Charakter dieser Zellen und ich bezeichne sie mit ihm als Extremitätendrüsen. Die Matrixzellen nehmen am äußersten Ende des Beines an Höhe beträchtlich zu, werden viel schmäler und schieben sich keilförmig zusammen, so daß ihre breiteren Seiten nach der Leibeshöhle gerichtet sind und die Oberfläche einer Halbkugel bilden (Fig. 2*a ED,* 18 *ED*), während die schmaleren Seiten ein kleines flaches Lumen umhüllen, welches zwischen diesen Zellen und dem Chitin der Körperhülle gerade über den Krallen liegt. Die Zellen färben sich hier etwas dunkler, die Zellgrenzen sind scharf, die Kerne bedeutend größer wie in den gewöhnlichen Hypodermiszellen und auch chromatinreicher. Von dem Lumen führt ein etwas gebogenes Kanälchen nach außen und mündet mit einem runden Porus zwischen den Krallen unterhalb der Schwimmhaut nach außen (Fig. 2*b*). Mehrfach habe ich auf Schnitten vor dem Porus ein Pfröpfchen von ausgetretenem Secret beobachten können.

In der Umgebung des Afters liegen polsterartige Zellen, in denen sich große Vacuolen finden, die mitunter fast den ganzen Zellraum ausfüllen (Fig. 14). Auch ihnen ist jedenfalls eine drüsige Natur zuzusprechen.

Die Organe zur Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Der Darmtractus zerfällt in drei Abschnitte: die Nahrungsaufnahmeorgane: Mundhöhle, Mundwerkzeuge, muskulöser Schlundkopf und die Speicheldrüsen, in den Magen und den Enddarm mit seinen Anhangdrüsen. Bei *Macrobiotus hufelandi* liegt die Mundöffnung nicht, wie die früheren Autoren angeben, am vordersten

Körperpol, sondern etwas ventral verlagert. Sie ist kreisrund und von acht höckerartigen Chitinpalpen umgeben. Die Mundhöhle besteht aus drei nach hinten enger werdenden Chintinringen (Fig. 3 und 4). An diese schließt sich die Mundröhre an, die zuerst sanft nach oben gebogen ist, und dann gerade nach hinten führt. Sie dringt ein Stück in den muskulösen Schlundkopf ein, verengert sich trichterförmig und geht in die dreiteilige Spalte des Schlundkopfes über (Fig. 3 *MR* und 4 *MR*). Von der Ansatzstelle der Mundröhre an den Schlundkopf zieht ventral nach ihrem vorderen Ende eine gerade Chitinleiste (Fig. 3 *L*), auf der die Zähne ruhen, die durch eine Öffnung an der Biegungsstelle der Mundröhre in dieselbe eintreten. Diese bisher übersehene Chitinleiste möchte ich als »Führungsleiste« bezeichnen. Die Zähne treten so in die Mundhöhle, daß sie, ohne seitlich anzustoßen, herausgeschnellt werden können.

Sie sind (Fig. 3, 4, 22 *Z*) schwach sichelförmig gekrümmt, vorn spitz und haben am hinteren Ende eine Art Gelenkkopf, mit dem sie je auf einem Zahnträger ruhen (Fig. 4 *ZT* und 22). Der Zahnträger setzt sich dicht vor den Schlundkopf rechts oder links an die Mundröhre an, ist schwach S-förmig gekrümmt und ragt rechts und links etwas über den Schlundkopf hinaus. An seinem Ende ist er in eine Gabel geteilt und in dieser ruht der Gelenkkopf des Zahnes. Diese werden durch zwei starke Muskeln (Fig. 3 M_4, Fig. 22 *M*), welche dorsal und ventral über bzw. unter der Mundröhre herziehen, verbunden und so ein Herausrutschen der Zähne aus der Gabel verhindert. Außerdem setzen sich an die Enden der Zahnträger noch drei Muskelstränge jederseits an (Fig. 4 M_1, M_2, M_3). Die beiden ersteren ziehen zum Schlundkopf und setzen sich an dessen Peripherie dicht übereinander an. Der dritte Muskel zieht zum vordersten Ende der Mundröhre. Verkürzen sich die Muskeln M_4, M_2, M_3, so werden die elastischen Zahnträger nach hinten gebogen und die Zähne werden herausgeschnellt. Durch Verkürzen der Muskeln M_1 werden die Zahnträger wieder in ihre Lage gebracht und die Zähne treten in die Mundröhre zurück. Die Zwischenräume zwischen Mundröhre, Zähnen und Führungsleiste werden durch große Zellen (Fig. 3 *CZ*, 4 *CZ*) ausgefüllt, welche als Matrixzellen funktionieren und das Chitin der Zähne, Führungsleiste, Zahnträger und Mundröhre abscheiden.

Der Schlundkopf (Fig. 3 *S*, 4 *S*, 5 *S*) hat eine eiförmige Gestalt. Am vorderen Ende dringt die Mundröhre bis zu $^1/_4$ ein. Plate beschreibt den Schlundkopf nicht zutreffend. Er läßt ihn

»von einem Kanal durchzogen sein, dessen chitinige Wandungen vorn mit der Mundröhre zusammenhängen«, auch unterscheidet er »eine stark ausgeprägte äußere Muskelzone von der viel zarteren inneren«. Beide Irrtümer beruhen auf demselben Beobachtungsfehler. Der Schlundkopf besteht nämlich aus radiär angeordneten Muskelbündeln und ist durch drei radiäre Spalten von der Mitte bis zur Peripherie in drei Segmente zerlegt (Fig. 5). Auf dem Querschnitt (Fig. 5) können wir eine bestimmte Anordnung der Muskelzüge verfolgen. Von der Mitte der Peripherie zieht ein Muskelbündel nach dem mittelsten vorspringenden Teil des Segments und kann so durch Verkürzen eine Vergrößerung im ventralen Teil der Spalten hervorrufen. Die äußersten rechten und linken Muskelfibrillen setzen sich an die jederseitigen Chitinstäbchen an (Fig. 5 *CS*). Ein rechtes und ein linkes Bündel zieht von der Peripherie des Schlundkopfes in jedem Segment nach den peripheren Teilen des Spaltes und setzt sich von den Chitinstäbchen bis zur äußeren Kontur an. Durch Verkürzen dieser Muskeln kann auch im peripheren Teil der Schlundspalten eine starke Erweiterung bewirkt werden. Durch den Blick auf den Schlundkopf mit erweiterter Schlundspalte, die natürlich hell erschien, ist PLATE zur Annahme zweier Muskelzonen veranlaßt worden. Wie erwähnt, finden sich im Schlundkopf Chitineinlagerungen und zwar in vier hintereinander liegenden Reihen je drei Paar große und am hinteren Ende des Schlundkopfes drei knöpfchenförmige kleinere (Fig. 3, 4, 5 *CS*). Am trichterförmigen Ende der Mundröhre, die hier eine vorspringende Leiste trägt, sitzen die drei ersten Paare der Stäbchen, direkt an den drei Mundspalten etwa in der Mitte derselben einander gegenüber (Fig. 5). In gleichen Abständen folgen etwas der Peripherie genähert die zwei nächsten Paare und mit etwas größerem Abstand dem ventralen Teil anliegend die drei letzten kleinen Paare. Nach PLATES Ansicht hat DOYÈRE einen Fehler begangen, indem er die drei Stäbchenkomplexe in die Wand des den Schlundkopf durchziehenden Kanals legte, während der Kanal nach PLATES Ansicht nur eine der Stäbchenreihe berührte und diese nur zur Stütze der Muskeln dienen, während DOYÈRE und GREEF diesen Stäbchen auch eine Funktion beim Zerkleinern der Nahrung zuschreiben und sie als Kauplatten bezeichnen, eine Bezeichnung, die PLATE für unrichtig hält, da die Stäbchen ja gar nicht mit der Nahrung in Berührung kämen. LANCE gibt eine etwas zutreffendere Beschreibung der Mundwerkzeuge und beschreibt auch den Vorgang der Nahrungsaufnahme richtig, jedoch ist seine Abbildung im Text sowie seine Beschreibung der Chitineinlagerungen nicht zutreffend. Nach unserm Gesagten ist eine Funktion, wie sie DOYÈRE und GREEF den Stäbchen zuschreiben, als Kauplatten gar nicht unwahrscheinlich, da der Grund PLATES, »daß die Chitinstäbchen in die Muskeln eingeschlossen wären und gar nicht mit der Nahrung in Berührung kämen«, von uns richtig gestellt ist und wir den Stäbchen sowohl die Bezeichnung Stützstäbchen wie Kauplatten zuerkennen können. Die genaueste Beschreibung dieser Einlagerungen gibt RICHTERS in seinen jüngsten Arbeiten. Er teilt nach der Zahl, Größe und Lage der Stäbchen die alte Species *Macrobiotus hufelandi* (C. Sch.) in die drei Species *Macrobiotus hufelandi*, *echinogenitus a*, *echinogenitus b*, außerdem bei teilweiser oder gänzlicher Rückbildung der Einlagerungen in sog. Simplexformen. Bei *Macrobiotus hufelandi* liegen von den drei gleich großen Stäbchenpaaren die beiden vorderen etwas näher aneinander wie die hinteren; bei *echinogenitus a* sind die vordersten drei Paare kleiner wie die hinteren zwei Reihen, die Abstände sind gleich. Bei *echinogenitus b* finden sich nur zwei Reihen, also nur sechs Paar größere Stäbchen. Der Schlundkopf ist innen und außen von einer Membran ausgekleidet. In den Muskelbündeln wie zwischen denselben finden sich zahlreiche Kerne meist der Peripherie genähert.

An diesen komplizierten Apparat schließt sich der aus einem einfachen runden Zellschlauch bestehende Schlund an (Fig. 6 *Ph*). Die Zellen sind kubisch, mit scharfen Zellgrenzen und in der Mitte liegenden Kernen. Sowohl die äußere wie die innere Membran des Schlundkopfes setzen sich auf den Schlund fort. Auf gefärbten Präparaten bleiben diese Zellen heller gefärbt, während die Magenzellen sich dunkler und intensiver färben. So heben sie sich scharf voneinander ab (Fig. 6). Die zwei von LANCE angegebenen Anschwellungen des Schlundes sind nicht immer vorhanden und, wenn sie vorhanden sind, nehmen sie nicht immer eine bestimmte Stelle dicht vor dem Magen und dicht hinter dem Schlundkopf ein.

Zum Vorderdarm gehören noch die in die Mundhöhle mündenden Speicheldrüsen. Diese großen birnförmigen Drüsen wurden in ihrer Funktion und ihrer äußeren Form bereits von den meisten früheren Autoren richtig erkannt. Sie liegen jederseits in der Höhe des Schlundkopfes (Fig. 3, 4, 5 *Sp.D*), dem sie eng angeschmiegt sind und den sie dorsal ganz bedecken. Sie münden durch einen langen, feinen Kanal hinter dem dritten Ring jederseits in die Mundhöhle. Die Zellen, von denen PLATE sagt, daß er sie nicht habe erkennen können, sind scharf begrenzt. Diese Zellen sind groß, scharf begrenzt und durch den gegenseitigen Druck abgeflacht. Nach innen und im Kanal, sowie nach rechts und links außen sind die Wandungen sehr dünn und bestehen aus stark abgeplatteten Zellen mit kleinen Kernen. Das Plasma der Zellen färbt sich intensiv und ist stark granuliert. Die Kerne sind groß mit deutlichem Nucleolus. Das Lumen ist sehr umfangreich, der äußeren Form der Drüse angepaßt und mit großen Secretballen, wie sie Plate beschreibt, gefüllt, die sich mit Eosin rot färben. Man findet in dem Secret (Fig. 4, 5 *SB*) wasserhelle Vacuolen und größere und kleinere dunkle Körnchen. Die Darstellung von Lance, welcher die Zellen »rundlich« nennt und das Lumen mit den Secretballen abstreitet, ist nicht zutreffend. Auch ich bin mit Plate und Doyère der Ansicht, daß diese Drüsen wohl als Giftdrüsen funktionieren, denn der Grund, den Lance gegen diese Ansicht anführt: daß die Tardigraden sich nur von »algues ou de débris de mousses« nährten, ist hinfällig, findet man doch im Magen der Tardigraden Teile der Mundwerkzeuge verdauter Rotatorien, ebenso bohren sie Nematoden an.

Der Magen (Fig. 6 *M*) hat die Form eines langen Sackes, der sich durch den größten Teil des Körpers hindurchzieht. Der Übergang vom Oesophagus zum Magen erfolgt durch eine Anzahl sehr regelmäßig angeordneter Zellen, die nach vorn mehr, die hinteren weniger halbmondförmig gekrümmt sind und nach und nach in die kubischen großen Magenzellen übergehen. Diese Zellen haben als Grundfläche scharf begrenzte Vielecke, welche mosaikartig aneinander gelagert sind (Fig. 7). Nach innen in das Magenlumen hinein wölben sich die Zellen halbkugelig vor. Die Höhe der Zellen hängt vom Alter und besonders von der Ernährung des Individuums ab. Sie haben sowohl nach außen wie nach innen eine Membran, jedoch ist die innere keine Fortsetzung derjenigen, welche Pharynx und Schlund auskleidet. Die von Plate angegebenen Kanälchen in der inneren Membran habe ich nicht beobachten können. Die Angabe von Lance, daß bei *Macrobiotus macronyx* die Innenwand des Magens »soit tapissée de cils vibratiles« ist nicht zutreffend. Die Kerne der Zellen sind kugelrund und liegen nahe der Außenwand. In den Magenzellen finden sich große, runde Vacuolen, dann größere und kleinere Körnchen, meist in sehr großer Anzahl bei guter Ernährung, die sich mit Osmium schwarz färben und Nahrungsstoffe darstellen, ferner glänzende, stark lichtbrechende Gebilde, die Plate für Ölkügelchen hält, die ich jedoch nach meinen Schnitten als Kristalle deute, da sie regelmäßige, eckige Konturen haben und sich bei Osmiumbehandlung nicht schwarz färben.

Auf der Außenseite des Magens läuft eine Muscularis (Fig. 7, 8 *m*), welche in acht bis zehn feinen Muskelzügen auf der Oberfläche in gleichen Abständen hinzieht und sich auch noch auf den Enddarm fortsetzt.

Was die Zellen des Enddarmes betrifft, in den der Magen durch allmähliche Verjüngung übergeht, so muß ich der Angabe von LANCE »les celulles de la partie terminale du tube digestif ressemblent absolument aux celulles de l'estomac« widersprechen. Während die halbkugelförmige Vorwölbung der Magenzellen nach innen gerichtet ist, ist sie bei den Enddarmzellen nach außen, in die Leibeshöhle gerichtet und die Kloake bildet einen dorso-ventral zusammengedrückten Spalt auf dem Querschnitt. Außerdem fehlen in den Rectalzellen die Einlagerungen der Magenzellen, sie sind heller gefärbt und ihre Grundflächen sind sehr unregelmäßig (Fig. 16 *R*). In den letzten Zellen, die meist umfangreicher sind, treten häufig große Vacuolen auf und bilden zuweilen, indem sie sich zusammendrängen, Zellpolster, denen wahrscheinlich auch eine secretorische Funktion zukommt. Um die quergestellte Afterspalte ist das Chitin verdickt (Fig. 16 *t*) und dringt etwas in die Kloake vor.

In den Enddarm münden rechts und links dicht hinter dem Magen die Excretionsorgane oder MALPIGHIschen Gefäße (Fig. 9). Die früheren Darsteller sprachen sie als Hoden an, bis PLATE sie als Excretionsorgane erkannte. Sie stellen zwei Schläuche dar, deren Wandung aus einer einfachen Zelllage besteht. Die Länge derselben hängt vom Alter des Tieres ab, gewöhnlich erstrecken sie sich rechts und links neben dem Magen herlaufend bis zwischen zweites und drittes Beinpaar. Die dem Magen zu gelagerten Zellen färben sich dunkler und sind reicher an kleinen Körnchen wie die dem Magen abgewandten. Das Lumen (Fig. 9 *l*) ist sehr eng und mit einer Membran ausgekleidet. Secrete habe ich nicht darin beobachten können. Die Kerne der Zellen zeigen jedoch oft Fortsätze (Fig. 11 *K*) und haben große Ähnlichkeit mit denen der Rectaldrüse, was wohl auf eine excretorische Funktion schließen läßt.

In derselben Höhe mit diesen Drüsen mündet die »dorsale Anhangsdrüse des Geschlechtsapparates« PLATES oder »das Ovar« LANCES. Die Form dieser Drüse (Fig. 10, 11) ist **T**-förmig. Die horizontalen Schenkel sind bei den einzelnen Individuen verschieden lang und bestehen aus zwei Reihen nebeneinander liegender Zellen, wie der

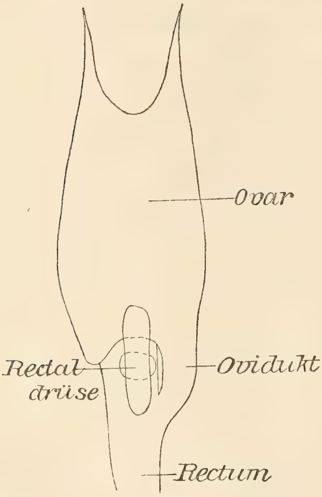
Querschnitt (Fig. 11) zeigt. Die Kerne der großen Zellen im horizontalen Teil sind die typischen Kerne secernierender Zellen, indem ihre Kontur mit Fortsätzen versehen ist. Die Drüse mündet durch einen vertikalen Kanal in den Enddarm und nicht wie Plate, v. Erlanger und Lance meinen, in den Genitalapparat. Die Wandungen des Ganges (Fig. 10, 11) bestehen aus Zellen, welche ganz die Struktur der Darmzellen haben. Der Kanal ist an seinem oberen Ende eng und geht, sich nach unten erweiternd, in das Darmlumen über. Wie wir noch bei der Beschreibung des Geschlechtsapparates sehen werden, hat diese Drüse mit dem Genitalapparat gar nichts zu tun, vor allem ist die Deutung von Lance als Ovar unrichtig, die Struktur der Kerne wie des Cytoplasmas und die Beschaffenheit des Ausführungsganges sprechen für einen drüsigen Charakter und so möchte ich sie als »Rectaldrüse« bezeichnen, ein Organ, welches wir ja bei sehr vielen Arthropoden wiederfinden.

Das Blut.

Die Leibeshöhle der Tardigraden wird erfüllt von einer klaren Flüssigkeit, in der ich niemals, wie Doyère, Greef und Lance irgend welche Körnchenstruktur wahrgenommen habe. Sie ist wasserhell und verschwindet beim Eintrocknen der Tiere. In ihr rotieren freischwimmend die sog. »Blutkörperchen« (Fig. 12) bei älteren und gut genährten Tieren in großer Zahl und die ganze Leibeshöhle ausfüllend. Doyère unterscheidet zusammengesetzte und einfache Blutkörperchen. Sie stellen sich uns als Kugeln bis zu 100 μ Durchmesser dar. In ihnen liegt der deutlich sichtbare Kern mit dem Nucleolus. Häufig finden sich in den Blutkörperchen zwei, ja zuweilen drei Kerne, jedoch sind alle rund (Fig. 12 *a*) und ich habe nie eine typische mitotische oder amitotische Teilungsfigur gesehen. Außer den Kernen beobachtet man in vielen Blutkörperchen ein helles, kleines, rundes Gebilde (Fig. 12 *c*) mit einem dunklen Punkt in der Mitte, ein Gebilde, welches lebhaft an ein Centrosom mit Sphäre oder Centriole erinnert. Bei gut genährten Tieren sind die Blutkörperchen angefüllt mit kleinen Körnchen, die sich bei Osmiumbehandlung schwarz färben. Lance beschreibt noch eine zweite Art von Einschlüssen, die sich bei Jodbehandlung hellblau färben. Sie fehlen zuweilen bei Individuen die reich an den ersteren Körnchen sind. Der Reichtum der Blutkörperchen an Körnchen sowie auch die Farbe der Körnchen geht Hand in Hand mit der Ernährung, d. h. mit dem Reichtum und der Farbe der Nahrungskörnchen in den

Magenzellen, wie es auch die früheren Autoren teilweise beobachtet haben. Läßt man ein Tier, welches mit reich granulierten Blutkörperchen vollgepfropft ist, hungern, so nimmt die Granulation ab, die Blutkörperchen verlieren an Volumen und ebenso werden die Magenzellen flacher. Plate zieht hieraus den Schluß, »daß jene Blutkörperchen die Träger der Reservestoffe sind, daß in ihnen diejenigen Assimilationsprodukte aufgespeichert werden, welche nicht sofort wieder zur Erhaltung des Lebens verbraucht werden. Sie stellen eine Art Fettkörper dar, dessen Zellen isoliert sind, anstatt zu einem Gewebe verbunden zu sein«. Lance gesteht ihnen wohl diese Funktion zu, meint aber außerdem, sie seien »une annexe diffuse remplacant la glande digestive absente et analogue au foie des animaux supérieurs«. Wir haben gesehen, daß die Rectaldrüse wohl vorhanden ist und der Vergleich mit der Leber der höheren Tiere ist wohl nicht passend. Eine interessante Notiz findet sich in der neuesten Arbeit von Richters: »Im Rasen der fast schwarzgrünen *Grimmia sulcata* von Klaas Billen-Bay, die neben einer orangegelben *Physcia* gewachsen war, fand ich, zu meiner nicht geringen Überraschung, einen *Macrobiotus* mit eigelben Blutkörperchen. An der *Physcia*, die von *Milnesium tardigradium*, *Macrobiotus oberhäuseri*, *hufelandi*, *tetradactylus* und *Echiniscus blumi* in sehr zahlreichen Exemplaren bewohnt war, fand sich nicht ein einziges Stück des gelben Macrobioten, während die *Grimmia* geradezu gespickt voll davon war. Die Vermutung einer Beziehung zwischen der Farbe der Nährpflanze und der Farbe der Blutkörperchen war daher von vornherein ausgeschlossen; übrigens fand ich auch später denselben Macrobioten als Bewohner eines lichtgrünen Mooses bei Tromsö. Bei mikrochemischer Untersuchung des gelben Farbstoffes ergab sich, daß derselbe in Chloroform löslich ist und daß er durch Salpetersäure erst grasgrün, dann blaugrün, dann hellgelb gefärbt wird und endlich verschwindet. Dadurch ist derselbe als Lutein charakterisiert. Die Luteine sind gelbe Farbstoffe, die im Eigelb, im Corpus luteum der Säugetiere, in den Corpora adiposa der Frösche, im Fettgewebe vieler Tiere (z. B. Roßfett), im Blutserum, also in Stoffreservoiren vorkommen. Durch das Vorkommen desselben in den Blutkörperchen eines Tardigraden wird daher Licht auf deren Bedeutung geworfen. Daß die sog. Blutkörperchen in der Tat Nahrungsreservoire sind, sieht man am besten daran, daß dieselben vor der Eiproduktion ihr größtes Volumen haben, daß sie nach der Eiablage sehr zusammengeschrumpft sind.« Nach dem Gesagten dürfte wohl die Bedeutung der Blutkörperchen als Reservestoffträger und wohl auch als Nahrungsstofftransporteure klar gestellt sein. — Über ihre Entstehung oder Vermehrung kann ich ebensowenig Angaben machen wie die früheren Beobachter. Leider gibt uns die Entwicklungsgeschichte bis jetzt keinen Aufschluß. Die Annahme von Lance, daß die Blutkörperchen in direkter Beziehung zu den Magenzellen ständen und denselben Ursprung wie diese hätten, bleibt eine bloße Vermutung.

Die Geschlechtsorgane.



Weiblicher Geschlechtsapparat.
(Von oben.)

Die Tardigraden sind, wie Plate festgestellt hat, getrennten Geschlechts und nicht, wie Doyère und Greef glaubten, Zwitter. Sie hielten die beiden schlauchförmigen Excretionsorgane für die Hoden, die dorsale Darmanhangdrüse für ein Receptaculum seminis, nur das Ovarium erkannten sie richtig. Lance faßt die Rectaldrüse als Ovar und das eigentliche Ovar als Uterus auf, eine Annahme, die bereits bei Besprechung dieser Drüse widerlegt wurde. — Die weiblichen Geschlechtsorgane bestehen aus dem Ovarium und dem Oviduct (Textfig. 1). Ersteres liegt in Form eines langen Sackes dorsal über dem Magen und ist vorn mit zwei Aufhängefäden in der Höhe zwischen erstem und zweitem Extremitätenpaar dorsal befestigt. Diese Aufhängefäden sind, wie Plate richtig gesehen hat, nicht gegabelt. Die Wandung des Ovariums besteht aus einer Lage sehr glatter Zellen, die an den Stellen, wo die Kerne liegen, etwas verdickt sind (Fig. 13 *k*). Die Form des Sackes entspricht nicht den Abbildungen, wie sie die früheren Autoren geben. Es ist allerdings ein unpaares Gebilde, jedoch ist er nach vorn in zwei symmetrische Zipfel ausgezogen, die in die Aufhängefäden auslaufen, während nach hinten der Oviduct nicht durch eine Verjüngung des Ovars entsteht und als nach unten gebogener Kanal von oben in das Rectum mündet, sondern der Sack hat auch nach hinten zwei symmetrische Zipfel, die rechts und links von dem Kanal der Rectaldrüse liegen. Der linke endigt blind, während der rechte zum

Oviduct ausgebildet ist. Dieser umgeht im Bogen (Fig. 14 *O*) den Ansatzstiel der Rectaldrüse, um von schräg oben seitlich dicht vor dem After in den Enddarm zu münden (Fig. 14). Die Zellen des Oviducts sind an seinem Beginn flach, werden aber höher und ähneln am Ende den Zellen des Rectums. Zellgrenzen sind sehr schwer zu erkennen, die Kerne sind bedeutend größer wie die des Ovars. Das Lumen ist spaltförmig, von oben und unten zusammengedrückt. Dem Oviduct entspricht auf der andern Ecke des Ovariums der blind geschlossene Zipfel. Es ist sehr naheliegend, zu vermuten, daß das Ovar aus zwei symmetrischen Teilen, je einem langen schmalen Sack mit Aufhängefaden und Ausführgang entstanden ist, indem die beiden Säcke in der Mitte verschmolzen sind und ein Oviduct zurückgebildet ist. Die Größe des Ovariums hängt von der Zahl und Größe der darin befindlichen Eier ab. Bei *Macrobiotus hufelandi* schwankt die Zahl der reifen Eier zwischen 4 und 11, ja sogar 15 (Richters). Die Eier und die Nährzellen entstehen in den beiden Zipfeln des Ovars (Fig. 13 *KZ*), also zwei getrennten Keimzonen. Man findet bei vielen Individuen eine Anordnung, die sehr an die des Insektenovars erinnert: Keimzone, dann abwechselnd Nährzone und Eizone (Fig. 13). Die Nährzellen liegen eng aneinandergepreßt, haben chromatinreiche Kerne und färben sich mit Hämatoxylin dunkler wie die Eizellen. Diese sind fein granuliert, haben jedoch oft große kugelige Einschlüsse. Im Keimbläschen ist der Nucleolus in einem Chromatingerüst befestigt. Nach und nach vergrößern sich die Eizellen und zehren die Nährzellen auf, so daß schließlich nur noch in den Zipfeln Zellkomplexe bleiben. Die Eier sind von einer zarten Membran umgeben und bilden noch eine chitinige Hülle, die bei den im Moos lebenden Arten mit Buckeln und Fortsätzen versehen ist. Die Anlage dieser Vorsprünge findet bereits im Ovar statt (Fig. 13 *A*), wie es Greef bereits richtig gezeichnet hat. Die Eireifung findet im Ovarium statt, die Richtungsspindeln sind klein. In der Äquatorialplatte finden sich etwa 14 Chromosome (Fig. 13 *A*), die bei der ersten Teilung eine typische Hantelform annehmen. Die Form der Spindel ist tönnchenförmig, ähnlich der von *Ascaris megalocephala*. Centrosome und Strahlung sind nicht zu konstatieren.

Über die männlichen Geschlechtsorgane kann ich leider keine eingehenden Angaben machen, da mir nur sehr wenig zu Gesicht gekommen sind. Die Formen des männlichen Geschlechtsapparats stimmen mit dem weiblichen überein. Die Spermatozoen liegen in Bündeln dicht aneinander im Hoden. Jedes Spermatozoon hat Spitzenstück, Kopf, Mittelstück und einen langen fadenförmigen Schwanz. Die zweite Geißel am Kopf, die manche Autoren angeben, besteht nicht und war wohl das ungebogene Spitzenstück. Bemerken möchte ich noch, daß die von mir beobachteten Männchen an Größe den Weibchen nicht nachstanden, wie auch Richters erwähnt.

Die Muskulatur.

In den Hauptzügen ist der Verlauf der einzelnen Muskeln von Plate und besonders von Lance richtig bestimmt worden. In einigen Punkten jedoch, speziell in bezug auf die Extremitäten wie auf den Verlauf der Muskeln im hinteren Körperteil, habe ich Abweichungen gefunden. Man kann die Muskulatur in eine ventrale Partie (Fig. 15) mit den seitlich nach oben verlaufenden Muskeln, in eine dorsale (Fig. 16) mit den nach unten verlaufenden und in eine Extremitätenmuskulatur (Fig. 18) teilen. Ventral ziehen zwei Hauptstämme (Fig. 15 *A—M*) rechts und links von der Bauchganglienkette längs durch den ganzen Körper, jeder Stamm setzt sich viermal an die Körperhülle an, bei *A*, *E*, *H* und neben dem After. Dem ersten Abschnitt *AE* läuft ein zweiter *BE* parallel, dieser setzt sich an einem Ende an *E* an, am andern an die Körperseite vor der ersten Extremität. Dicht hinter den drei ersten Ganglien findet sich in der Mitte eine Ansatzstelle *CFJ* für eine Anzahl Muskeln, die teils ventral, teils ventrodorsal verlaufen. Ebensolche Ansatzstellen finden sich vor jedem Ganglion, mit Ausnahme des ersten, die Punkte *DGK*. Die zwei vordersten jederseits von *C* entspringenden Muskeln ziehen dorsalwärts und setzen sich dicht neben den hintersten Gehirnzipfel seitlich an. Das dritte Paar zieht in die erste Extremität, das vierte setzt sich in der Mitte zwischen erster und zweiter Extremität ventral an die Cuticula an, das fünfte Paar zieht in die zweiten Extremitäten und das sechste Paar vereinigt sich mit dem Hauptstamm in *E*. Von *D* entspringen zwei Muskelpaare, eins nach vorn geht in die erste Extremität und setzt sich auf dessen hinterer Seite in der Mitte an, das zweite nach hinten ziehende Paar führt zur vorderen Seite der zweiten Extremitäten. Vom Punkt *F* stellt das erste Paar eine Verbindung mit den Hauptstämmen dar *F—E*. Das zweite Paar zieht in die Spitze des zweiten Extremitätenpaares, das dritte Paar seitlich nach oben, das vierte Paar setzt sich an die Rückseite der zweiten Extremität und das fünfte Paar führt schräg nach hinten und inseriert an der vorderen Ansatzstelle der dritten Extremität. Der vorderste Muskel von *G* zieht von hier nach der Ventralseite des Körpers, in der Höhe der zweiten Extremität, der hinterste Muskel von *G* führt zur vorderen Seite des dritten Beinpaares. Ein kurzes mittleres Stück verbindet den Ansatzpunkt mit dem Hauptstamm *G*—*H*. Hinter dem dritten Ganglion liegt der Knotenpunkt *J*, von dem das erste Paar sich oberhalb der zweiten Extremität ansetzt, das zweite und vierte schräg seitlich nach oben verlaufen und das dazwischen liegende dritte Paar in die dritte Extremität zieht. Ein Muskel geht vom Hauptstamm von *H* nach der ventralen Ansatzstelle *K*. Von diesem Punkte entspringt noch ein zweiter Muskel, der horizontal zur Körperseite zwischen zweiter und dritter Extremität zieht, ein dritter, der in die Mitte der dritten Extremität geht und ein dorsal nach hinten verlaufender. — Hinter dem vierten Ganglion verliert sich, wie PLATE es betont, diese segmentmäßige Anordnung des Muskel- und auch des Nervensystems. Bei *L* entspringt vom Hauptstamm ein Muskel, der schräg nach hinten in die Höhe zieht und sich an das Ende des zweiten dorsalen Muskels ansetzt, bei *M* ein andrer, der schräg durch den Körper nach vorn zieht und sich an dem dritten dorsalen Muskel (Fig. 17) in der Höhe der dritten Extremität ansetzt. Von *N* verläuft ein Paar zur Körperwand bei der dritten Extremität, drei Paare dorsal (Fig. 17 *N*), zwei seitlich etwas nach hinten zur Cuticula, ferner ein Paar nach hinten zur vierten Extremität, an deren äußerstes Ende der Muskel sich über der Fußdrüse ansetzt (Fig. 17 *Q*).

Die dorsale Muskulatur besteht jederseits aus zwei Hauptstämmen. Das mittlere Paar vereinigt sich über dem Gehirn in Punkt *a* (Fig. 16), das äußere setzt sich in *b* an das Chitin an und sendet jederseits zwei Muskeln nach vorn unten, die dicht unter dem Gehirn herziehen. Das äußere Paar dieser letzterwähnten setzt sich rechts und links neben der Mundöffnung an, das innere etwas weiter zurück. Beide besorgen das Heben des Kopfes. Von *b* führt ein dritter Muskel in die erste Extremität und setzt sich an deren Beginn an die Außenseite des Körpers. Zwischen den beiden dorsalen Hauptstämmen läuft ein dritter Muskelzug, der sich im Zickzack bald dem einen, bald dem andern der beiden Hauptmuskeln ansetzt in den Punkten *d*, *e*, *f*, *g*; von *g* verläuft er gerade nach hinten. Von diesem Muskel entspringen in Punkt *c* zwei andre, die sich an dem Beginn der ersten Extremität an die Außenseite des Körpers ansetzen. In *d* vereinigt sich der mittlere Muskel mit dem äußeren Hauptstamm. Hier entspringen noch drei Muskeln, die alle ventral ziehen, der vorderste auf die Mitte der Ventralseite der ersten

Extremität, der mittlere zum Beginn der zweiten, der dritte in die Spitze derselben. In *e* vereinigt sich der mittlere Muskel mit dem inneren Hauptstamm; von hier gehen noch zwei Muskeln nach der äußeren Seite des Körpers oberhalb der zweiten Extremität. Der Ansatzpunkt *f* entspricht *d*, auch hier entspringen die drei Muskelzüge, die ventral führen, der vorderste in die Mitte der Rückseite der zweiten Extremität, der mittlere zum Ansatz des dritten Beines, der dritte in die Spitze desselben. Von *g* ziehen sich drei Muskeln zur Außenseite des Körpers in der Höhe der dritten Extremität. Ein Muskel von *h* her führt hinten in die Mitte der dritten Extremität. — Nach hinten zu verlaufen die drei dorsalen Muskelzüge nicht mehr in einer Höhe, nur der äußerste verläuft horizontal (Fig. 17 *st*), der mittlere läuft schräg nach unten (*z*), der innerste ist noch mehr geneigt (*y*). Von dem mittleren zieht von *i* ein Muskel nach *y*, einer nach vorn in die Mitte der Rückseite der dritten Extremität. Von *y* (?) läuft ein Muskel in die Spitze des hintersten Beines und setzt sich mit einem von *z* kommenden und dem vorher erwähnten *NQ* in *Q* dicht über der Fußdrüse an. — Zwischen *c* und *b* (Fig. 16) setzen sich zwei Muskeln dorsal neben dem äußeren Muskelzug an in *k*. Sie ziehen zur Außenseite der ersten Extremität.

An die Extremitäten setzen sich also folgende Muskeln an: an den Beginn der ersten Extremität dorsal zwei Muskeln, von *c* einer vorn, der die Bewegung des Beines nach vorn bewirkt, einer in die Mitte, der die Extremität nach oben bewegt, ein Muskel von *b* läuft in die Spitze an die Krallen und bewirkt mit dem ventral von *c* kommenden die Bewegung derselben. Ein zweiter Muskel von *b* setzt sich an die Mitte der Rückseite der Extremität und trifft dort mit einem von *D* kommenden zusammen, sie ziehen die Extremität nach hinten. Von dieser Ansatzstelle, an der das Chitin ein Gelenk hat (Fig. 18 *G*), läuft ein starker Muskel in die Spitze des Beines und setzt sich hinter der Fußdrüse an. Er bewegt den letzten Teil der Extremität und besonders die Krallen. In analoger Weise werden das zweite und dritte Beinpaar mit Muskeln versehen. In der zweiten finden wir dorsal am Anfang der Gliedmaßen vorn den Muskel von *d*, mitten den zweiten von *e*, hinten mitten den von *f*, in der Spitze den von *d*, ventral vorn den Muskel von *c*, mitten den von *D*, hinten in der Mitte den von *K* und in der Spitze von *F*. — Die dritte Extremität wird bewegt dorsal durch die Muskeln von *f* vorn an ihrem Beginn, von den zwei Muskeln von *g* in der Mitte, von *h* mitten hinten, von *f* in der Spitze, ventral von *F* vorn, *G* mitten, von *K* hinten und von dem von *J* in der Spitze. — Die vierte Extremität wird durch die ventralen Muskeln *N—Q* und *M—R* nach vorn und von dem von *R* dorsal verlaufenden nach oben gezogen, ebenso von *X—Q* und *Z—Q*.

Die Muskeln der Mundwerkzeuge und des Magens sind bereits bei diesen besprochen.

Über die Histologie der Muskeln stehen die früheren Beobachter in starken Widersprüchen. Die in Form von schmalen Bändern frei durch den Körper ziehenden Muskelzüge sind auf dem Querschnitt elliptisch oder rechteckig. Man muß eine protoplasmatische und eine kontraktile Substanz unterscheiden; letztere bildet die Muskelbänder. Sie zeigen eine feine, aber auf Schnitten sehr deutliche Längsstreifung.

Querstreifung habe ich nie beobachtet, obwohl ich natürlich auf diesen Punkt ganz besonders achtete. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denjenigen früherer Untersucher überein.

Auf der Außenseite dieser kontraktilen Substanz findet man die protoplasmatische als höhere oder flachere Hügel, in denen meist ein großer runder Kern liegt. Von diesen Hügeln aus umfaßt das Protoplasma den Muskel und zieht sich oft als sehr dünne, fein granulierte Schicht weit auf ihm hin, umgeben von einer sehr zarten Membran, die sich auf das kontraktile Muskelband fortsetzt. Greef verlegt diese protoplasmatische Substanz in das Innere der kontraktilen: Diese sei im Innern von körnigem Protoplasma mit oder ohne Kerne durchzogen. Dieser Irrtum wurde durch Plate aufgeklärt. Er unterscheidet die kontraktile Substanz, an der er, wenn auch nicht mit Sicherheit, die Längsstreifung erkannte, und die diese umgebende protoplasmatische Substanz, in der die Kerne liegen. Lance redet wieder fälschlicherweise von einer »pénetration du protoplasma au travers de la substanze contractile«. Ich kann nur Plate recht geben, daß sich das granulierte Protoplasma niemals innerhalb der fibrillären Substanz findet. Die Beobachtung von Lance, daß sich die Kerne des Muskelplasmas vereinigten, sich mit einer größeren Menge Plasma umgäben und eine beträchtliche Vorwölbung bildeten, habe ich nie gesehen. Es wäre möglich, daß dies Komplexe von Blutkörperchen waren, welche sich oft in dieser Form an die Muskelzüge anschmiegen. — Kurz vor der Ansatzstelle des Muskels an das Chitin findet man eine Zone, welche sich bedeutend dunkler färbt wie der übrige Muskel (Fig. 19). Zwischen der Ansatzstelle und der dunklen Zone liegt eine schmale sehr helle (Fig. 19 *h*), in der man jedoch auch die feine Längsstreifung bemerken kann. An der Ansatzstelle bildet das Chitin ein Zäpfchen (Fig. 19 *Z*), auf dessen Spitze sich der Muskel ansetzt. Bei der Häutung bilden die Matrixzellen unter der Cuticula eine neue Chitinschicht (auf Fig. 19 die helle, innere), indem sie zugleich das Zäpfchen von der Seite her umbilden. Setzen sich zwei Muskeln an ein solches Zäpfchen an, so hat dasselbe die Form eines umgekehrten **T**, wobei der horizontale Balken am Chitin anliegt und stark verdickt ist. Die Muskeln setzen sich einander gegenüber an den senkrechten Balken rechts und links an.

An die vorher erwähnten Plasmapolster des Muskels zieht der Nerv und verbreitert sich kurz davor pinselartig und setzt sich mit einer kleinen Platte auf diesem Hügel auf. Die Muskelplasmahügel und die Nervenendigung bildet den sog. DOYÈREschen Hügel, den DOYÈRE und GREEF gänzlich für nervöse Substanz hielten, der jedoch, wie wir gesehen haben und es PLATE erkannt hat, zum größten Teil aus Muskelplasma besteht. Nicht immer setzt sich der Nerv an die Plasmahügel, sondern auch an Stellen, wo die Plasmaschicht sehr dünn ist und daher, besonders an Totalpräparaten, schwer zu erkennen ist. Meiner Meinung nach setzt er sich stets an Plasma an und nicht direkt an die kontraktile Substanz.

Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn mit dem Unterschlundganglion und der sich aus vier Ganglienpaaren zusammensetzenden Bauchganglienkette mit den abzweigenden Nerven. — Das Gehirn ist, von oben gesehen, in zwei rechts und links nach hinten ziehende Lappen geteilt (Fig. 20), die in zwei Nerven auslaufen. Dicht vor dem Ende der Lappen entspringen dorsal zwei starke Nerven (Fig 20 ne_1), die sich pinselartig verbreitern und dorsal an die Haut ansetzen. Auch vorn findet sich in der Mitte eine Einbuchtung und rechts und links zwei Nerven, die sich auch pinselartig verbreitert an die Haut ansetzen (Fig. 20 ne_2). Durch eine breite Kommissur (Fig. 20, 22) ist das Oberschlundganglion mit dem Unterschlundganglion verbunden. Auch letzteres hat sowohl nach vorn wie hinten zwei lappige, aber kürzere Fortsätze, die nach hinten in die Bauchkommissuren auslaufen. Außer den erwähnten sechs Nerven geht von den dorsalen Gehirnlappen jederseits ein Nerv nach dem ersten Bauchganglion (Fig. 20 Ne_3), ein weiterer Nerv entspringt jederseits auf der Ventralseite des Gehirns (Fig. 21 Ne_4) in der Einbuchtung und zieht zu den Muskeln des Zahnapparates. In derselben Höhe läuft das Gehirn in der Mittellinie spitz zu und sendet einen Nerv nach hinten (Fig. 21), der ein Nebenganglion (Fig. 21 *Ng 1*) bildet, indem er sich in Form eines Dreiecks verbreitert. Von diesem ziehen jederseits zwei Nerven nach den Muskeln, die vom Rücken her (Fig. 16 *b*) kommen und schräg nach unten vorn ziehen. — Die Bauchganglien sind jedes durch Verschmelzen eines rechten und eines linken entstanden. Vom ersten Ganglion, welches in der Höhe des ersten Beinpaares liegt, entspringt ein Nerv (Fig. 15 n_1) ganz vorn, er zieht dorsal und trifft auf das Nervenganglion (Fig. 16 *Ng 5*), in das der vom Dorsallappen des Gehirns kommende Nerv, der sich gabelt, mit einem Faden ausläuft. Der andre Faden desselben innerviert mit einem von demselben Nebenganglion kommenden dorsal die Haut. Von diesem Nebenganglion zieht noch ein kürzerer Nerv ventral nach vorn zu Muskeln des Schlundes; ein fünfter geht nach hinten und setzt sich an den mittelsten dorsalen Hauptmuskel an (Fig. 16 *a—e*). Der zweite seitlich von dem ersten Bauchganglion entspringende Nerv zieht nach vorn zum *BE* und setzt sich an dessen vorderes Ende an, der dritte Nerv (Fig. 15 n_3) zieht zur ersten Extremität, vereinigt sich mit einem Ast des sich gabelnden vierten zu einem Nebenganglion und setzt sich dann in der Spitze der Extremität zwischen den beiden Muskeln vor der Fußdrüse an (Fig. 18). Der zweite Ast des vierten Nerven zieht an die hintere Ansatzstelle der ersten Extremität an die Körperwand (Fig. 15). Zwischen dem ersten und zweiten Bauchganglion sind die beiden Kommissuren etwa in der Mitte durch eine Querkommissur verbunden, ebenso zwischen zweitem und drittem und drittem und viertem Ganglion. Der erste vom zweiten Bauchganglion entspringende Nerv n_5 teilt sich ebenfalls, der vordere Ast geht zu dem von *D* nach der ersten Extremität ziehenden Muskel, der hintere zu dem zweiten von *E* nach hinten gehenden Muskel. Aus diesem Ganglion entsteht ferner ein Nerv, der dorsal zieht und sich vor *d* (Fig. 16) an den äußeren dorsalen Hauptmuskel ansetzt. Die Nervenplatte sendet noch zwei Nervenfädchen in die Haut. Der Verlauf der übrigen Nerven entspricht denen vom ersten Ganglion. — Vom dritten Ganglion läuft ein Nerv (n_8) nach den von *G* nach vorn und den von *F* nach hinten ziehenden Muskeln. Ein dorsal verlaufender Nerv bildet vor *f* (Fig. 16) ein kleines Nebenganglion, von dem ein Faden nach *f* geht, der andre zieht schräg nach vorn über den dorsalen Muskeln weg, trifft in der Rückenlinie mit dem von der andern Seite zusammen und bildet ein der Haut eng anliegendes Nebenganglion. Von diesem aus setzt sich jederseits ein Nerv vor *e* an den mittleren Hauptmuskel. Die übrigen Nerven entsprechen denen vom ersten und zweiten Bauchganglion. Ein jederseits dorsal entstehender teilt sich in drei Fäden und innerviert die drei von *f* entspringenden Muskeln.

Das vierte Ganglion sendet nach vorn einen sich teilenden Nerven zu den von *K* nach vorn verlaufenden Muskeln. Ein zweiter Nerv entspringt seitlich, zieht nach oben und bildet bald ein kleines Nebenganglion (Fig. 17 *Ng 6*), von dem ein Faden nach hinten zu dem großen Nebenganglion (*Ng 8*) geht, ein andrer nach oben zieht. Dieser verläuft nach Bildung eines Nebenganglions in der Haut. Dicht vor dem Nebenganglion *Ng 6* liegt ein zweites *Ng 7* mit ihm verbunden; es sendet drei Fäden aus, den ersten nach oben zum mittleren Dorsalmuskel, den zweiten zu dem von *N* nach oben vorn ziehenden Muskel, den dritten nach unten zum Knotenpunkt *N*. Ein vom vierten Ganglion ganz hinten entspringender Nerv gabelt sich in einem Ast, der zum After verläuft und einen zweiten Ast, der zum großen Nebenganglion zieht und in seiner Mitte eine kleine Verdickung, in der ein Nervenzellkern liegt, hat. Von diesem Nebenganglion geht ein Nerv nach unten in die Spitze der letzten Extremität, ein zweiter setzt sich mit starker Verbreiterung, in der zwei Kerne liegen, an die Hypodermis über der Fußdrüse an. Von dieser Stelle zieht eine schmale Plasmabrücke zum Muskel *ZQ*, ob dieses Nervensubstanz oder Plasma ist, kann ich nicht entscheiden. An der Ansatzstelle des Nerven an die Cuticula fand ich keine besonderen Tasthaare oder ähnliches, jedoch hat die Gattung *Lydella* an dieser Stelle eine Borste mit basalem Anhang (Plate). Ein dritter vom Nebenganglion kommender Faden innerviert *Q—X*, ein vierter *Q—Z* und ein fünfter setzt sich vor *Y* an den dritten Dorsalmuskel an.

In bezug auf die Histologie der Nerven hat bereits Greef die großen Zellkerne beobachtet, die Gehirn- und Ganglienmasse bezeichnet er als »homogen«. Plate und Lance haben die Struktur der Nervenzellen besser erkannt. Sowohl bei dem Gehirn wie bei den Ganglien liegen die großen runden Kerne (Fig. 15, 21, 22, 23) auf der Außenseite in den verdickten Enden der Nervenzellen. Die Kerne enthalten zahlreiche Chromatinkörnchen ohne deutlichen Nucleolus. Zwischen ihnen sieht man als feine Linien die Zellgrenzen herlaufen. Nach innen zu sind die Zellen in lange Fäden ausgezogen, welche beim Gehirn eine sehr deutliche Querstreifung von rechts nach links (Fig. 21, 22) und bei den Bauchganglien eine

Längsstreifung hervorrufen. Auf dem Querschnitt (Fig. 3, 23) sind die Nervenzellen rund. Sowohl Gehirn wie Ganglien sind von einer zarten Membran umgeben. Die Kommissuren lösen sich in den Bauchganglien pinselartig am Vorderende desselben auf; am Hinterende sowie an den Austrittsstellen der Nerven sieht man, wie sich die ausgezogenen Enden der Zellen zusammendrängen. Häufig bilden die Nerven die sog. Nebenganglien. In ihnen findet man mehr oder weniger typische Nervenzellkerne und kann auch zwischen diesen die Zellgrenzen sehen. Sie dienen wohl, wie LANCE sich richtig ausdrückt, als »relais«.

Die Ansatzstelle der Nerven an die Muskeln habe ich bereits bei diesen besprochen.

Von besonderem Interesse sind noch die von den Gehirnlappen nach oben und vorn an die Haut ziehenden starken Nerven (Fig. 20). Auf Fig. 24 sehen wir, daß eine große Anzahl Nervenzellen in jeden Nerv eintritt. Dicht vor der Hypodermis verbreitert er sich pinselartig und in diesen Verbreiterungen der Zellen findet man eine Anzahl von dunkelgefärbten Körnchen, in jeder Zelle eins. Man wird nicht fehl gehen, wenn man in ihnen rückgebildete Nervenzellkerne vermutet. Diese Nerven haben vielleicht früher Taster (Antennen) innerviert, finden sich doch nach Angaben PLATES bei der ursprünglichsten Tardigradenform *Lydella* an diesen Stellen »kleine, am Ende gegabelte Borsten« oder an den hinteren Ansatzstellen jederseits eine »große Borste, welche an ihrer Basis einen ohrförmigen Anhang trägt« (PLATE). Außer diesen Sinneswerkzeugen besitzt *Macrobiotus Hufelandi* noch zwei Augen, welche dem rechten und linken hinteren Gehirnlappen in Form von Pigmentbechern aufliegen über der Stelle, an der der Nerv zum ersten Bauchganglion austritt. Bei *Macrobiotus Hufelandi* fehlt die Linse, die v. ERLANGER für *Macrobiotus macronyx* beschrieben hat. Der Pigmentbecher ist flach gewölbt, besteht aus runden Pigmentkörnchen und enthält die Sehzellen. An besonders günstigen Schnitten schien der Nerv von unten her heranzutreten und in den Becher einzubiegen.

Die systematische Stellung.

Selten ist eine Tiergruppe im System so hin und hergeschoben, wie die Tardigraden. MÜLLER rechnet sie zu den Milben, SCHULTZE, PERTY und EHRENBERG zu den Crustaceen. DUJARDIN und DOYÈRE faßten sie mit den Rotatorien zusammen und bildeten aus ihnen eine Gruppe der Würmer, die Systoliden. VON GRAFF vereinigt die

Tardigraden mit den Linguatuliden und Myzostomiden zur Gruppe der Stelechopoden = Stummelfüßler. PLATE ist der Meinung, daß »die Bärtierchen die niedrigsten von allen jetzt bekannten luftatmenden Arthropoden sind und an die Spitze der Tracheaten, noch vor die Onychophoren zu setzen sind«. Er will jedoch damit nicht sagen, daß wir in den Tardigraden die reine Urform der Tracheaten finden oder daß sich *Peripatus* direkt von ihnen ableitet. Für die Arthropodennatur führt er folgende Gründe an:

1) Den Besitz von vier Paar mit Krallen versehenen Extremitäten,
2) das Vorhandensein von zwei MALPIGHIschen Drüsen,
3) den Mangel jeglicher Flimmerung.

KENNEL bezeichnet die Tardigraden als »Arthropoden auf dem Larvenstadium, ohne Kopf, mit einem in der Segmentzahl reduzierten Rumpf, der einige (sekundäre) Fußstummel trägt«, und stellt sie auf eine Höhe mit stark veränderten Tracheatenlarven, etwa vom Typus der *Cecidomyia*-Larve. — LANCE kommt zu einem ganz ähnlichen Resultat wie PLATE und betrachtet die Tardigraden als dem *Peripatus* sehr nahestehend, er will sie über *Peripatus* stellen, da sie sich durch mehr Übereinstimmungen den Arthropoden sehr nähern.

Auch ich möchte mich nach meinen eignen Wahrnehmungen in ähnlicher Weise aussprechen und die Tardigraden als Formen ansehen, die an die unterste Wurzel des Arthropodenstammes zu stellen sind. Von *Peripatus* freilich sind die Tardigraden durch so wichtige Differenzen, wie durch Mangel der Segmentalorgane, der Tracheen, eines Kreislaufsystems und der Mundwerkzeuge und die geringe Segmentzahl unterschieden, so daß von einer Vereinigung mit diesen in die Gruppe der Protracheaten nicht die Rede sein kann. Mit den Tracheaten verbinden sie aber immerhin einige Merkmale, so die mit Krallen versehenen Extremitäten, die bei *Lydella* gegliedert sind, bei *Macrobiotus Hufelandi* wenigstens ein Gelenk haben, weiter das Vorhandensein von MALPIGHIschen Schläuchen, das Exoskelett, die Anordnung der Muskeln und des Nervensystems, die Darmanhangdrüse, vor allem auch das Vorhandensein der Antennennerven, die aller Wahrscheinlichkeit paarige Anlage des Geschlechtsapparates und die Anordnung in dem Ovar in Keim-, Nähr- und Eizone. Fixiert könnte die systematische Stellung erst genau werden nach einer eingehenderen Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte, zu welcher die hier mitgeteilten Studien über die Morphologie nur die Vorbereitung sein sollten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV und XVI.

Fig. 1. Dorsale Ansicht der Rückenhaut.

Fig. 2*a*. Kombinierter Schnitt durch eine Extremität mit Fußdrüse (*ED*).

Fig. 2*b*. Oberflächenbild einer Extremität mit Porus. *P*, Porus derselben.

Fig. 3. Längsschnitt durch das vordere Körperende. *C.Z*, Matrixzellen für das Chitin der Zähne usw.; *d*, Munddrüse; *L*, Führungsleiste; *Z*, Zahn; *S*, Schlundkopf; *M.R*, Mundröhre; *C.S*, Chitinstäbchen; *Sp.D*, Speicheldrüse; M_1—M_4, Muskeln.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das vordere Körperende (kombiniert). *ZT*, Zahnträger; *D.L*, Lumen der Speicheldrüsen; *S.B*, Secretballen; *Sp.K*, Kanal der Speicheldrüsen.

Fig. 5. Querschnitt durch das Vorderende in der Höhe des Schlundkopfes.

Fig. 6. Längsschnitt durch Schlund und Anfang des Magens. *Ph*, Schlund; *M*, Magen.

Fig. 7. Magen von oben gesehen. *m*, Muscularis.

Fig. 8. Querschnitt durch den Magen.

Fig. 9. Die MALPIGHIschen Gefäße. *l*, Lumen derselben; *R*, Rectum.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Rectaldrüse. *R*, Rectum; *M*, Magen.

Fig. 11. Querschnitt durch die Rectaldrüse.

Fig. 12. Blutkörperchen. *c*, Centrosoma; *e*, die kleineren Blutkörperchen.

Fig. 13*a*. Längsschnitt durch das Ovar. *K.Z*, Keimzone; *N.Z*, Nährzone; *E.Z*, Eizone. Das Ei ist durch die danebenliegenden deformiert.

Fig. 13*b*. Schnitt durch reifendes Ei mit Schale und erster Spindel.

Fig. 14. Einmündung des Oviducts in den Enddarm. *O*, Oviduct: *R*, Rectum; *A*, After.

Fig. 15. Ventrale Muskulatur und Nervensystem (kombiniert). *Ggl*, Bauchganglien; *N*, Nerven von denselben; *Ng*, Nebenganglien.

Fig. 16. Dorsale Muskulatur und Nervensystem.

Fig. 17. Muskulatur und Nervensystem des hinteren Körperendes.

Fig. 18. Die erste Extremität. *E.D*, Extremitätendrüse; *N*, Nerv; *M*, Muskel.

Fig. 19. Ansatz des Muskels an das Chitin. *Z*, Chitinzapfen; *h*, helle Zone des Muskels; *H*, Hypodermis.

Fig. 20. Totalbild des Gehirns und Unterschlundganglions. *Ne*, Nerven; *Oc*, Augen.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch das Gehirn. *K*, Kerne der Nervenzellen. Rechts und links die angeschnittenen Gehirnlappen.

Fig. 22. Querschnitt durch den Schlundring und die Muskeln der Zähne. *Z*, Zahn; *M*, Muskel.

Fig. 23. Querschnitt durch ein Bauchganglion.

Fig. 24. Der Antennennerv. Vorn die Punkte sind die rudimentären Nervenkerne.

Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere.

I. Über die Anatomie von Conochiloides natans (Seligo).

Von

Stan. Hlava,
Assistent am Museum zu Prag.

(Aus dem Zoologischen Institut der k. k. böhm. Universität zu Prag.)

Mit Tafel XVII und XVIII.

Vergleichen wir die systematischen Arbeiten über die Rädertiere mit denjenigen über die Anatomie derselben, so geht hervor, daß nur wenige Arbeiten diesen Gegenstand ausführlicher behandeln; unter diesen nehmen die klassischen Arbeiten ZELINKAS den ersten Platz ein. Eine eingehende Kenntnis der Anatomie dieser Tiere scheint doch nötig, um auf Grund derselben ein natürliches System aufzubauen. Deshalb zögerte ich nicht, *Conochiloides natans* einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen, deren Ergebnisse ich hier der Öffentlichkeit übergebe. Die Beendigung dieser Arbeit war mir besonders durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. FRANZ VEJDOVSKÝ ermöglicht, dem ich daher den besten Dank auszusprechen für meine angenehme Pflicht halte.

Gattungsdiagnose.

Diese Form hat im Jahre 1900 SELIGO[1] aus den Stuhmer Seen unter dem Namen *Tubicolaria natans* beschrieben; seine unvollkommene und teils auch unrichtige Diagnose hat VOIGT[2], der sie in den Plöner Gewässern gefunden hat, berichtigt; er stellt sie richtiger zu der Gattung *Conochilus*. In Böhmen ist diese Art schon seit 1896 bekannt, wo sie der ehemalige Universitätsassistent H. ŠVEC am 9. Februar im Unter-Počernitzer Teiche gefunden hat; er hat sie aber mit der *Melicerta tubicolaria* verwechselt. Ich fand diese Form am 9. April 1903 in dem Teiche »Jordán« bei Tábor, und später in einigen Exemplaren in Skupice bei Poděbrad, wohin sie vielleicht beim Hochwasser aus einem höher gelegenen Teiche geriet. Durch eingehendes Studium hat es sich gezeigt, daß sie auch von der Gattung *Conochilus* wesentlich abweicht, weshalb ich für sie eine neue Gattung *Conochiloides*[1] vorgeschlagen habe, in welche auch die bisherige Art *Conochilus dossuarius* einzureihen ist. Die Diagnosen beider Gattungen sind in Übersicht folgende:

---

[1] A. SELIGO, Untersuchungen in den Stuhmer Seen. Herausg. vom Westpreuß. Bot.-Zool. Verein und vom Westpreuß. Fischerei-Verein. Danzig 1900. S. 60. Tab. IX, Fig. 7 *a*, *b*.

[2] MAX VOIGT, Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. Zool. Anz. Bd. XXV. S. 675, und Plöner Forschungsberichte, Bd. XI. S. 8—14, Tab. I, Fig. 4—7.

Gattung *Conochilus* Ehrenberg.	Gattung *Conochiloides* Hlava.
Kolonien durch zahlreiche, radial angeordnete Individuen, die eine gallertige, kugelige Hülle bewohnen, gebildet.	Die mit einem gallertigen, walzenförmigen Futteral versehenen Individuen leben einzeln, seltener (*Conochiloides dossuarius*) nur wenige zusammen, dann aber sind sie nicht radial angeordnet und sind dann von ungleichem Alter: stets das Muttertier mit den Jungen.
Krone hufeisenförmig, steil auf die Ventralseite geneigt, die Unterbrechung des Wimperkranzes auf der Ventralseite.	Krone hufeisenförmig, fast horizontal, die Unterbrechung des Wimperkranzes auf der Ventralseite.
Die Mundöffnung auf der Krone, und (infolge der Lage der Ventraltentakeln) ein wenig auf die Dorsalseite verschoben.	Die Mundöffnung auf der Krone und mehr gegen die Ventralseite verschoben.
Dorsaltentakel fehlt, Ventraltentakeln auf der Krone, entweder nur auf der Basis oder ihrer ganzen Länge nach verwachsen.	Dorsaltentakel vorhanden, Ventraltentakeln unter der Krone, entweder ganz frei oder bis zur Hälfte verwachsen.

---

[1] ST. HLAVA, Einige Bemerkungen über die Excretionsorgane der Rädertierfamilie Melicertidae und die Aufstellung eines neuen Genus *Conochiloides*. Zool. Anz. Bd. XXVII. Nr. 7/8. S. 253 und »Vířníci čeští«. Archiv für naturwissenschaftliche Landesdurchforschung Böhmens. Bd. XIII. Nr. 2. S. 27—31. Fig. 11.

Gattung *Conochilus* Ehrenberg.	Gattung *Conochiloides* Hlava.
Die Afteröffnung in der Höhe der Kiefer.	Die Afteröffnung unter den Kiefern.
Subitaneier entwickeln sich im Oviduct: vivipare Gattung.	Subitaneier werden in das Futteral abgelegt, wo sie sich entwickeln: ovipare Gattung.
Dauereier mit hexagonalen Feldern; auf der Stelle, wo sich die Felder berühren, steht ein Dorn.	Dauereier nur mit hervorragenden Rippen.
Arten: *Conochil. volvox* Ehbg. *Conochil. unicornis* Rousselet.	Arten: *Conochil. dossuarius* (Huds.). *Conochil. natans* (Seligo).

Neuerdings wird *Conochiloides natans* von Wesenberg-Lund [1] aus Dänemark angeführt.

Untersuchungsmethoden.

Soweit es möglich war, war das lebende Material untersucht und zwar mit Hilfe eines Kompressors, wo man das Tier durch einen passenden Druck auf einer Stelle festhalten kann, ohne daß es sich zusammenzieht. In diesem Stande läßt sich besonders der Excretionsapparat gut verfolgen. Zu dem weiteren eingehenderen Studium war die Konservierung der Tiere nötig.

Zur Narkose bediente ich mich der bewährten Rousseletschen Methode; die Narkotisationsflüssigkeit wurde in größeren Dosen zugesetzt (6—7 Tropfen in ein volles Uhrglas). Beim Zusetzen der Flüssigkeit, besonders in der Zeit, wo die völlige Narkose beginnt, ist besondere Vorsichtigkeit erforderlich, da bei der geringsten Erschütterung des Gefäßes die Tiere den Räderapparat einziehen und dann häufig nicht imstande sind, ihn wieder herauszustülpen, so daß die ganze, ziemlich langsame Prozedur erfolglos ist. Bei größerer Vorsicht tritt die völlige Narkose in 1—1$^1/_4$ Stunden ein. In dieser Zeit wurde ins Gefäß $^1/_2$%ige Osmiumsäure zugesetzt (1—4 Tropfen); die Tiere, die augenblicklich tot sind, bleiben hier 1—5 Minuten; dann werden sie einigemal mit destilliertem Wasser ausgespült und in 5%igem Formol, wo sie zum weiteren Gebrauch aufbewahrt werden, überführt. Solche Exemplare eignen sich besonders gut zum

---

[1] C. Wesenberg-Lund, Studier over de danske soers Plankton. 1904. S. 150—151. Tab. III, Fig. 35.

Studium in toto. Einige Exemplare wurden nach dem Auswaschen noch $^1/_2$—2 Stunden in Pikrinsäure fixiert und dann in $70\,^0/_0$igem Alkohol aufbewahrt. So fixierte Exemplare dienten zum größten Teil zur Anfertigung von Schnittserien.

Während der weiteren Untersuchung habe ich aus dem in Formol aufbewahrten Material ein besonders günstiges Exemplar herausgenommen und dasselbe von den übrigen separiert; an diesem war die Untersuchung der anatomischen Verhältnisse zum größten Teil durchgeführt; die auf diesem undeutlichen Details wurden nach den andern in dieser oder jener Hinsicht günstigeren Objekten ergänzt. Auch hier benutzte ich den Kompressor, dessen großer Vorteil darin liegt, daß man das Objekt ohne irgend eine Beschädigung walzen und so in allen möglichen Lagen untersuchen kann. Der größte Teil des Muskel- und Nervensystems war schon auf den nicht gefärbten Exemplaren deutlich. Zum Zwecke der Kontrolle und zum Sicherstellen einiger Details färbte ich mit Parakarmin, Formolgentianaviolett und Orangegelb. Die mit Parakarmin gefärbten Exemplare wurden nach GASTS Anleitung in Glycerin überführt. Die mit Gentianaviolett gefärbten, stets absichtlich ein wenig überfärbten Exemplare wurden in $5\,^0/_0$igem Formol untersucht; wie das Formol entfärbt, habe ich in einem gewissen Zeitpunkt solche Intensität der Färbung erreicht, die eben wünschenswert war. Besonders schön waren so die Flimmerlappen gefärbt. Die an konservierten Exemplaren sichergestellten Verhältnisse habe ich noch einmal an den lebenden kontrolliert.

Zum Sicherstellen einiger anatomischen Verhältnisse war es nötig, die Schnittmethode anzuwenden. Soweit ich dazu die in Formol aufbewahrten Exemplare benutzte, spülte ich diese zuerst in destilliertem Wasser aus, und erst dann überführte ich sie in den absoluten Alkohol. Zum Einbetten benutzte ich die Chloroformmethode, bei der die Deformation der Körperform sehr gering ist. Die Exemplare wurden in toto mit Parakarmin gefärbt. Zum feineren histologischen Studium war das Material nicht geeignet, sei es, daß die Fixation ungenügend war, sei es auch, daß es zu lange in Alkohol resp. Formol lag.

Ethologie.

Conochiloides natans gehört seiner Lebensweise nach zu den freischwimmenden pelagischen Rädertieren und zwar zu jenen Arten, die wir als stenotherme bezeichnen. Wie bisherige Beobachtungen zeigen, beginnt die Periode seiner Erscheinung im Januar und endigt anfangs Juni. Das Maximum erscheint im April oder Mai, wann auch die Männchen auftreten. Die letzteren fand ich nicht, obzwar ich zahlreiche Männcheneier gesehen habe, und auch Voigt sah nur einige wenige Männchen, wiewohl er zahlreiche Eier gefunden hatte. Die Bildung der Dauereier fällt in die Monate April bis Mai. Es war mir nicht möglich, die Zahl der Individuen zu bestimmen, weil ich aus Mangel eines Schiffes nicht die Vertikalfänge durchführen konnte. Nur bemerke ich, daß die Zeit seiner Maximalentwicklung im »Jordán« in den April fällt, worauf er vollkommen verschwindet. Im April bildet er den Hauptbestandteil des Planktons zusammen mit *Synchaeta pectinata* Ehbg., die auch die Dauereier bildete (ich bemerke das, weil ihre Bildung bei dieser Form noch nie beobachtet worden war), *Diaptomus gracilis* Sars und *Bosmina cornuta* Jurine. Nach Voigt erschien diese Art im April 1902 im kleinen Uklei-See in solcher Menge, daß die Poren der Netzgaze durch die Gallerthüllen so verstopft wurden, »daß dieselben nur wenig Wasser austreten ließen«; zusammen mit dieser Form bildet den Hauptbestandteil des Planktons *Diaptomus graciloides*. Seligo fand sie im Stuhmer Hintersee in maximaler Entwicklung anfangs Mai, Wesenberg-Lund in Esromsø von Mai bis Juni.

Im folgenden führe ich die Zeit seiner Erscheinung in den Gewässern an, aus welchen er bisher bekannt ist.

Unter-Počernitzer Teich	(Švec)		Februar 1896.		
Hintersee	(Seligo)	1898	25./III.	366. 480	Ex.
			7./IV.	1,688. 580	»
			26./IV.	1,581. 810	»
			18./V.	4,645. 350	»
		1899	28./I.	119. 970	»
			12./II.	94. 590	»
Gr. Plöner See	(Voigt)		April 1901.		
Edeberg-See	»		März »		
Kl. Madebröcken-See	»		März »		
Schluen-See	»		April, Dezember 1901.		
	»		Januar 1902.		
Schöh-See	»		März 1901.		
Plus-See	»		März bis Mai 1900.		
	»		Januar 1902.		
Kl. Uklei-See	»		April, Dezember 1901.		
	»		Januar bis April 1902.		

Jordán	(Hlava)	April 1903/1904.
Skupice	»	März 1904.
Esromsø (Dänemark)	(Wesenberg-Lund)	Mai bis Juni 1901/1902.

Wie aus Vorangehendem ersichtlich, fehlt *Conochiloides natans* in den Sommermonaten gänzlich.

Was die Bewegung anbelangt, so ist zu bemerken, daß er stets mit dem hinteren Körperende voranschwimmt, eine Bewegung, die nur noch bei *Floscularia pelagica* Rouss.[1] bekannt ist; bei der Bewegung beschreibt der Körper eine leichte Spirale. Seine Bewegung ist ziemlich rasch. Das Futteral und Tier selbst sind im Leben höchst durchsichtig, so daß er sehr leicht der Aufmerksamkeit entgeht.

Biologisch steht *C. natans* im völligen Kontraste zu der verwandten Art *Conochiloides dossuarius* (Hudson). *C. natans* ist ein Bewohner von größeren Gewässern und eine stenotherme Form, die durch ihr Erscheinen auf die Winter- und Frühlingsmonate beschränkt ist. *C. dossuarius* kommt hauptsächlich in kleinen Teichen vor und zwar am meisten im Sommer. Zwischen beiden besteht also ein ähnliches Verhältnis wie zwischen den Arten der Gattung *Conochilus*.

Körperform und Haut.

Der Körper hat annähernd die Form eines Kegels, dessen Basis dem Räderapparate und dessen Spitze dem Fußende entspricht, und ist durch eine gallertige, walzenförmige Hülle, die erst nach der Färbung deutlich wird, geschützt. Bei der Konservation fällt diese Hülle leicht ab. Die Hülle reicht bis in die Höhe der Ventraltentakeln (Fig. 1); das Tier ist darin mit der Fußspitze befestigt und zwar immer in einer größeren oder geringeren Entfernung von ihrem hinteren Ende auf einer gallertigen, kegelförmigen Erhöhung, die durch das Ausscheiden der Gallerte aus den Fußdrüsen entsteht. In diese Hülle kann sich das Tier völlig einziehen. Das Vorderende des Körpers trägt den Räderapparat, der fast horizontal liegt, und die Mundöffnung, die sich kegelförmig erhebt. Hinter dem Räderapparate ist der Körper undeutlich verengt. Der Übergang des Rumpfes in den Fuß ist zwar nur ein allmählicher, doch aber infolge der Verschiedenheit der Hypodermiszellen im Rumpf und Fuß deutlich ausgeprägt. Der Fuß ist ein wenig länger als der Rumpf, am Ende abgestutzt, vor dem Ende, wo die Fußdrüsen liegen, spießförmig erweitert.

---

[1] Ch. F. Rousselet, On the *Floscularia pelagica* n. sp. and Notes on several other Rotifers. Journ. Roy. Micr. Soc. London 1903. p. 444—449. Tab. VII.

Hinter dem Räderapparate, etwa in $^1/_4$ der Körperlänge, findet man auf der Ventralseite zwei lange Tentakeln, die, wenn das Tier schwimmt, fast wagerecht vom Körper abstehen. Beim Zusammenziehen des Tieres geraten sie auf das Oberende und ragen entweder aus der Hülle ein wenig hervor oder rollen sich auf seinem Ende ein.

Der zusammengezogene Körper ist fast kugelförmig; der Fuß ist da nur als ein unbedeutender Höcker deutlich. Das Zusammenziehen des Tieres geschieht öfters so rasch, daß sich das Tier von jener gallertigen Erhöhung, auf welcher es befestigt ist, loslöst, worauf es kreisend frei im Wasser herumschwimmt.

Die Körperlänge ist 0,3—0,5 mm; mehr als die Hälfte dieser Länge fällt auf den Fuß.

Die Cuticula ist sehr dünn, hyalin, mit sehr feinen Höckern auf der Oberfläche; diese sind reihenförmig angeordnet, so daß die Cuticula bei schwächerer Vergrößerung als längsgestreift erscheint.

Die Hypodermis ist dünn, im Rumpfe schwer sichtbar. Sie ist wie bei den übrigen Rädertieren durch ein Syncytium gebildet. Das Plasma ist fast gänzlich reduziert und nur rings um die Kerne ein wenig angehäuft. Im Fuße ist aber die Hypodermis mächtig entwickelt (Fig. 20 *hy*). Das Plasma ist hier grobkörnig, die Kerne deutlicher und in vier Längsreihen angeordnet. In der Fußbasis sind aber einzelne Zellen stets ziemlich deutlich wahrnehmbar. Hier ist auch die Hypodermis viel flacher als in der Fußspitze. Die Hypodermis beteiligt sich vielleicht auch an der Bildung der Gallerte, aus welcher die Hülle zusammengesetzt ist.

Der Körper ist entweder farblos durchsichtig oder schwach gelblich gefärbt.

In der Hülle finden wir stets Eier in einer größeren oder geringeren Anzahl und zwar sowohl die Subitan- als auch die Dauereier, beide zusammen, oder Männcheneier gleichzeitig mit den Subitaneiern.

Die Fußdrüsen (Fig. 2, 3 *fg*, Fig. 11 *zn*), die die Gallerthülle secernieren, liegen bei den erwachsenen Weibchen am Fußende und erscheinen als eine Gruppe von einigen (2—3) in vier Reihen angeordneten Zellen. Bei den Jungen sind sie viel mächtiger entwickelt und reichen bis in die Mitte des Fußes. Die Gallerte tritt durch die Öffnung auf der Fußspitze aus und bildet einen Kegel, dem das Tier aufsitzt. Neben den Fußdrüsen finden wir bei einigen Exemplaren noch besondere dicht der Hypodermis anliegende Zellen, die auch wahrscheinlich an der Bildung der Gallerte teilnehmen.

Muskelsystem.

Das Muskelsystem besteht aus zwei Arten von Muskeln, die man jetzt allgemein nach Zelinkas Benennung als Haut- und Leibeshöhlenmuskeln bezeichnet.

Hautmuskeln. Von Längsmuskeln sind zwei Paare, eines auf der Ventral- und eines auf der Dorsalseite entwickelt. Die ventralen Muskeln (Fig. 2 lm_1) ziehen sich zwischen dem ersten und zweiten Paare der Leibeshöhlenmuskeln von der Fußspitze bis in die Krone. Ihr Anfang im Fuß ist undeutlich, weil da die Leibeshöhlenmuskeln sehr eng zusammentreten, von der Mitte des Fußes an sind sie aber leicht sichtbar. Etwa in der Höhe des zehnten Quermuskels finden wir auf günstigen Objekten eine Erweiterung, wo ein Muskelkörperchen liegt. Auf dem Übergange in die Krone ist jeder Muskel ein wenig erweitert, und endet auf der dorsalen Seite der Krone am Cingulum; seine Breite im Körper beträgt 0,00135 mm. Die dorsalen Längsmuskeln laufen (Fig. 3 lm_2) zwischen dem dritten und vierten Paare der Leibeshöhlenmuskeln, sind aber mehr dem vierten Paare genähert, besonders in der Afterhöhle, wo man sie nur schwer bemerken kann. Ihre Breite ist jener der ventralen Längsmuskeln gleich. Der Muskelkörper liegt in der Höhe des 9. Quermuskels. Einige Erweiterungen finden wir in der Höhe der Quermuskeln unter der Krone; ihr Ende befindet sich unter dem Epithel des Räderapparates.

Zu diesem Muskelpaare gesellt sich ein Paar von Muskeln, die sich von der Fußbasis zum After ziehen und da, wo die Hauptkanäle des Excretionssystems zusammenfließen, endigen (Fig. 3 lm_3).

Den Übergang zu den querverlaufenden Muskeln bildet das Muskelpaar lqm (Fig. 2). Es beginnt unter der Mundöffnung und zieht sich zuerst als Längsmuskelpaar hin. In der Höhe des vierten Quermuskels kreuzt es sich mit dem Längsmuskelpaar lm_1, biegt sich nach außen, läuft dann als Quermuskel und endigt auf der Dorsalseite eng am dritten Paare der Leibeshöhlenmuskeln (Fig. 3).

Die Hautlängsmuskeln liegen unter den Quermuskeln.

Von den querverlaufenden Muskeln (sphincteres Montgomerys) ist nur ein einziger (ps_3) gänzlich geschlossen; er ist der breiteste, auf der Ventralseite ein wenig emporgewölbt und auf jeder Seite, wo er den Längsmuskel (lm_1) kreuzt, ein wenig erweitert; hier liegt auch der Muskelkörper. Seine Breite ist etwa 0,0027 mm. Die vor dem eben besprochenen Muskel verlaufenden zwei Muskeln, von sehr geringer Breite (0,001 mm), sind auf der Ventralseite unterbrochen und enden unter dem Räderapparate, der eine (ps_1), dort, wo Cingulum und Trochus ineinander übergehen, der zweite (ps_2) ein wenig darunter.

Der unter dem Ringmuskel verlaufende Muskel ist wie auf der Dorsal- so auch auf der Ventralseite unterbrochen (ps_4). Hier läuft er fast senkrecht zur Längsachse des Körpers und knüpft sich an den Längsmuskel, dort, wo dieser von dem Muskel *lqm* gekreuzt wird; hier liegt der Muskelkörper. Gegen die Dorsalseite ist der Muskel heruntergeneigt und endet eng am Muskel lm_2 durch einige Ausläufer. Unter ihm knüpfen sich an den ventralen Längsmuskel zwei enge und kurze Muskeln (ps_5 und ps_6).

Jetzt folgt eine Gruppe von drei Muskeln in der Nähe der Ventraltentakeln. Die zwei ersten (ps_7 und ps_8) sind kurz und enden noch auf der Ventralseite; der dritte (ps_9) liegt unter den Tentakeln und ist nur auf der Dorsalseite, wo er am Längsmuskel endigt, unterbrochen. Er ist gegen die Basis der Tentakeln gewölbt.

Die folgenden Muskeln verlaufen zum größten Teil auf der Dorsalseite. Der nächste (ps_{10}) ist, wie auf der Ventralseite, so auch auf der Dorsalseite unterbrochen. Der zweite (ps_{11}) beginnt wie der vorangehende am ventralen Längsmuskel, ist aber auf der Dorsalseite geschlossen; hier wölbt er sich über der Afteröffnung, ist aber viel schmäler.

Der letzte Quermuskel (ps_{12}) erreicht eine Breite von 0,0021 mm und zieht sich zwischen dem ventralen und dorsalen Längsmuskelpaare hin.

Im Fuße fehlen die Quermuskeln gänzlich.

Die Aufgabe der Quermuskeln ist das Herausstülpen der Krone. Bei dem Zurückziehen derselben spannen sie sich stark aus und verursachen durch ihre Kontraktionen, daß die Körperflüssigkeit gegen die Krone getrieben wird und diese herausstülpt.

Endlich erwähne ich den halbkreisförmigen Muskel (Fig. 2 *cm*), der die Ventraltentakeln umarmt; zu diesem gesellen sich zwei kurze und schwer sichtbare Längsmuskeln p_1 und p_2 (Fig. 2).

Die fibrilläre Struktur ist bei den Hautmuskeln wegen ihrer geringen Breite nur schwer sichtbar; am besten läßt sich dieselbe auf dem Muskel p_4 und zwar auf der Dorsalseite verfolgen; hier habe ich fünf Fibrillen gefunden.

Leibeshöhlenmuskeln. Von diesen sind besonders die Längsmuskeln (retractores coronae MONTGOMERYS) mächtig entwickelt; man findet im ganzen vier Paar dieser Muskeln: zwei auf der Ventral- und zwei auf der Dorsalseite. Sie reichen von der Fußspitze bis zur Krone, inserieren etwa in der Mitte des Rumpfes an der Körperwand, und besorgen mit ihrer vorderen Hälfte das Zusammenziehen der Krone, mit der hinteren das des Fußes. Das innere Ventralpaar (lhm_1) inseriert über den Tentakeln, wo sich ein Ästchen (Fig. 2, 21 *rt*) in dieselbe abzweigt; von da an ziehen sich die Muskeln schräg zu dem Räderapparate (lhm'_1) und inserieren hier an dem Übergange des Cingulum in den Trochus; dann ziehen sie sich schräg nach innen und endigen auf der Krone hinter der Mundöffnung (lhm''_1). Ihre Breite unter den Tentakeln beträgt 0,0054 mm, oberhalb denselben 0,00495 mm. Die Muskelkörper befinden sich: einer auf dem Übergange des Muskels in den Rumpf und einer oberhalb der Ventraltentakeln. Das in die Tentakeln eintretende Ästchen hat den Muskelkörper auf seinem erweiterten Ende. Die Muskeln des zweiten ventralen Paares sind aus zwei Hälften, die am elften Quermuskel aneinander treten, zusammengesetzt; der obere Teil ist hier ein wenig erweitert und schwach zweiästig, der untere einfach. Die Breite des unteren Paares ist wie jene bei dem ersten Paare, die des oberen Teiles beträgt 0,0063 mm. Der obere Teil inseriert unter dem Räderapparate. Der Muskelkörper befindet sich im oberen Teile etwa in der Höhe des Muskels *lqm*, im unteren über dem letzten Quermuskel (Fig. 2 lhm_2, lhm'_2).

Von den dorsalen Muskeln ist besonders das äußere Paar interessant (Fig. 3 lhm_3). Es inseriert etwa in der Höhe des Afters an der Körperwand und dann unter dem Epithel des Räderapparates. Die Breite des Muskels ist 0,00765 mm, der Kern liegt dort, wo der Muskel in den Fuß übergeht. Die kontraktile Substanz ist in der oberen Partie schwach geteilt und zwischen beiden Teilen befindet sich spärliches Sarkoplasma; damit erinnert dieser Muskel an die Struktur der Muskeln bei *Asplanchna*. Das innere Paar ist in der Höhe des Afters schwach auswärts gebogen und inseriert da; auf seinem weiteren Verlaufe zieht es sich eng unter dem Gehirn hin, durchsetzt aber dieses nicht. Die Breite dieser Muskeln beträgt 0,00675 mm; der Muskelkörper befindet sich etwa in der Mitte des Fußes (Fig. 3 lhm_4).

In der Umgebung des Afters finden wir zwei Muskelpaare: ein Paar (Fig. 3 *am*, Fig. 5 *dr*) zieht sich vom Ende des Rectum schräg nach unten zu dem Hautlängsmuskel und dient zur Dilatation des

Rectum, das als kontraktile Blase fungiert. Der Muskelkörper befindet sich in der Mitte seiner Länge; das zweite Paar (Fig. 3 *bm*, Fig. 5 *li*) zieht sich vom Intestinum schräg nach oben und inseriert dort, wo der elfte Quermuskel den Längsmuskel kreuzt.

Die Dilatation jenes verengten Teiles des Verdauungskanals, wo der Oviduct in ihn einmündet, besorgt ein besonderes Muskelpaar (Fig. 2 und 21 *di*). Der Muskelkörper befindet sich etwa in der Mitte des Muskels. Gegen dieses Muskelpaar wirkt eine Gruppe von drei kleinen und schwer sichtbaren Muskeln (Fig. 5 *ao 1—3*), die sich von der Wand des Oviducts zum Intestinum ziehen.

Besonders interessant ist die Lage des Muskelpaares, das man als Retractor pharyngis bezeichnen muß (Fig. 2 *rph*). Es zieht sich auf der Ventralseite von der Wand des Pharynx an die Wand des Magendarmes hin, wo es mit drei Ästchen eng unter der Darmdrüse inseriert.

Die kontraktile Substanz liegt bei den Leibeshöhlenmuskeln als Achse innen, das Protoplasma mit Muskelkörperchen außen. Eine Querstreifung, welche bei *Conochilus* hier und da vorkommt, ist nicht entwickelt.

Die Vergleichung des Muskelsystems ist nur bei denjenigen Rädertieren möglich, die in dieser Hinsicht näher bekannt sind. Es sind hauptsächlich: *Pedalion*, *Stephanoceros*, *Floscularia*, *Apsilus*, *Atrochus*, *Brachionus*, *Callidina* und *Discopus*.

In der Verteilung der Längsmuskeln finden wir eine völlige Übereinstimmung mit der Gattung *Conochilus*. Nur pflegen hier bisweilen die Leibeshöhlenmuskeln quergestreift zu sein. Über die Übereinstimmung der Quermuskeln läßt sich nichts Näheres sagen, da diese von der Gattung *Conochilus* nicht bekannt sind.

Bei *Lacinularia* findet man neben den nicht gestreiften Muskeln auch ein dorsales Paar von Muskeln, die eine Querstreifung aufweisen. Der Fuß hat mit *Conochiloides* übereinstimmend keine Quermuskeln, im Rumpfe führt Masius[1] etwa 15 Quermuskeln auf, erwähnt aber ihren Verlauf nicht näher, so daß der Vergleich nicht möglich ist.

Mit der Gattung *Pedalion*[2] hat *Conochiloides* folgende gemeinsame Muskeln: von den Quermuskeln entspricht der über dem Dorsaltentakel verlaufende, geschlossene Quermuskel (*rm* LEVANDERS) bei *Conochiloides* dem Muskel ps_3; von den Leibeshöhlenmuskeln stimmen zwei ventrale Längsmuskelpaare gänzlich überein und entsprechen den oberen Teilen der betreffenden Muskeln bei *Conochiloides* (r_2 [*Pedalion*] $= lhm'_1$ [*Conochiloides*], $r_3 = lhm'_2$). In der Funktion entspricht bei *Pedalion* der von der Mundöffnung gegen die Basis des Ventralruders sich hinziehende Muskel dem Muskel lhm''_1 bei *Conochiloides*, unterscheidet sich aber durch seine Lage infolge der verschiedenen Anordnung des Räderapparates. Auf der Dorsalseite finden wir bei *Pedalion* nur ein Paar von Muskeln, von denen ein jeder durch fünf Ästchen auf dem Rande des Räderapparates inseriert. Dieses Paar (r^4) entspricht am meisten dem Muskel lhm_3 bei *Conochiloides.* Von den übrigen Muskeln entspricht noch der von dem After auf die Dorsalseite sich hinziehende Muskel (*am*) dem gleichnamigen Muskel bei *Conochiloides.* Im ganzen sind also sechs Muskelpaare den beiden Arten gemeinsam. Besonders interessant ist bei *Pedalion* der Umstand, daß sämtliche Muskeln quergestreift sind.

---

[1] J. Masius, Contribution à l'étude des Rotateurs. Arch. de Biol. T. X. 1890. p. 24—25.

[2] K. M. Levander, Beiträge zur Kenntnis der Pedalionarten. Acta soc. pro Fauna et Flora fennica. XI. 1894. S. 14—23.

Eine große Übereinstimmung finden wir auch mit den Gattungen *Stephanoceros* und *Floscularia*[1], was durch ähnliche Körperform und annähernd ähnliche Lebensweise bedingt ist. Bei beiden Gattungen finden wir drei Paare von Längsmuskeln, von denen das innere dorsale Paar dem Muskelpaare lhm_4 bei *Conochiloides* entspricht, das laterale dem lhm_3 und das ventrale dem lhm_2. Unter dem Kronenrande finden wir hier nur zwei Hautquermuskeln (sphincteres), von denen der zweite (Sph. C. II MONTGOMERY) etwa dem Muskel ps_3 bei *Conochiloides* entspricht.

Die größte Zahl von Hautmuskeln hat *Conochiloides* mit der Gattung *Apsilus*[2] gemeinsam. Sphincter coronae primus (Sph. C. I MONTGOMERY, GAST *rm1*) entspricht etwa dem Muskel ps^1 bei *Conochiloides* mit dem Unterschiede, daß dieser hier gänzlich geschlossen ist, während er bei *Conochiloides* eine ventrale Unterbrechung aufweist. Sphincter coronae secundus (M.: Sph. C. II, G.: *rm 2*) gleicht ps_2, und ist bei beiden ventral unterbrochen. Sphincter coronae tertius

---

[1] TH. H. MONTGOMERY, On the Morphology of the Rotatorian Family Flosculariidae. Proc. of the Acad. of nat. sc. Philadelphia. 1903. p. 377 et 385/386. Tab. XIX, Fig. 9—11, 16, et Tab. XX, Fig. 27—28.

[2] MONTGOMERY, l. c. p. 368—370. Tab. XVIII, Fig. 1—3 und R. GAST, Beiträge zur Kenntnis von *Apsilus vorax* (Leidy). Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900. 2 Tafeln.

(M.: Sph. C. III, G.: *rm3a*) entspricht dem Muskel ps_3; bei beiden ist er geschlossen, und auch durch die größere Breite von den vorangehenden unterschieden. Sphincter trunci secundus (M.: Sph. tr. II, G.: *rm7*) gleicht ps_9; bei beiden Arten dorsale Unterbrechung. Sphincter trunci tertius (M.: Sph. tr. III, G.: *rm8*) $= ps_{10}$, bei beiden wie auf der Dorsal- so auch auf der Ventralseite unterbrochen. Sphincter trunci quartus (M.: Sph. tr. IV, G.: *rm9*) entspricht etwa dem Muskel ps_{11}, ist aber bei *Apsilus* dorsal unterbrochen, ventral geschlossen, während dies bei *Conochiloides* umgekehrt ist. Von den Längsmuskeln Retractor coronae quintus (M.: R. c. V, G.: *vlm3*) entspricht etwa dem Muskel lm_1. Von den Leibeshöhlenmuskeln ist besonders Retractor mastacis (M.: *rm*) interessant, der bei *Apsilus* dorsal liegt. In dieser Hinsicht gleicht *Apsilus* der Gattung *Atrochus*, während *Conochiloides* mehr an *Callidina* erinnert. Von den Längsmuskeln entspricht Levator coronae (M.: *lc*, G.: Llm_1) dem Muskel lhm_4, wobei bei *Apsilus* der Umstand interessant ist, daß dieser Muskel das Gehirn durchsetzt; ferner Deflexor coronae (M.: d. c., G.: Llm_3) dem oberen Teile des Muskels lhm_3. Von den ventralen Muskeln entspricht bei *Apsilus vorax* Gasts Llm_2 dem Muskel lhm_2, während bei *Apsilus lentiformis* derselbe ein Hautmuskel ist (Montgomery R. C. V.). Depressor trunci quartus (M.: *d. tr.* 4, G.: dv_4) gibt bei *Apsilus vorax* noch ein sich an den Sphincter ani anknüpfendes Ästchen und dieses entspricht dem Muskel *am* bei unsrer Gattung.

Durch eine große Zahl von Hautquermuskeln ist besonders die Gattung *Atrochus*[1] ausgezeichnet, in welcher Hinsicht wir nichts Ähnliches bei den übrigen Rädertieren finden. Von den Leibeshöhlenmuskeln sind beiden Gattungen folgende Muskelpaare gemeinsam: das dorsale Paar Mh_2 bei *Atrochus* entspricht dem hinteren Teile des lhm_3 bei *Conochiloides*; während es bei dieser Gattung gänzlich der Leibeshöhle gehört, geht es bei *Atrochus* vorn in einen breiten Hautmuskel (Mv_2). Der Muskel lhm_4 ist bei *Atrochus* auch durch einen Hautmuskel (Mv_4) vertreten. Der Muskel Mk_1 bei *Atrochus* ist dem Retractor mastacis bei *Apsilus* homolog, ist aber durch seine außerordentliche Länge ausgezeichnet. Die Funktion dieses Muskels gleicht jener des ventralen Retractor pharyngis bei *Callidina* und *Conochiloides*. Der Muskel Mh_1 entspricht dem Muskel *am* bei *Conochiloides* und dem Ästchen des Depressor trunci quartus bei *Apsilus*. Auf der Ventralseite stimmt *Mh* mit lhm_2 bei *Conochiloides* und Mv_1 mit lhm_2 überein, von den Hautlängsmuskeln dann der Mv_4 mit dem lm_1. Es stimmen also fünf Paare gänzlich, ein Paar in der Lage, und eines in der Funktion.

---

[1] A. Wierzejski, *Atrochus tentaculatus* n. g. et sp. Diese Zeitschr. Bd. LV. 4. Heft. S. 699—702. Tab. XXXII.

Bei *Asplanchna* entsprechen die Ringsmuskeln hinter der Krone den Sphincteres coronae, sind aber in viel größerer Anzahl entwickelt. Von den Längsmuskeln, deren Masius (l. c. S. 16) sieben Paare angibt, entspricht jenes Paar, das am mächtigsten entwickelt ist, annähernd dem Muskel lhm_3. Auch jener Umstand ist interessant, daß nämlich bei *Conochiloides* dieser Muskel eine Andeutung der Struktur aufweist, welche man bei der Gattung *Asplanchna* findet und welche darin liegt, daß die kontraktile Substanz einige parallele, voneinander durch spärliches Protoplasma gesonderte Bänder bildet. (Bei *Conochiloides* finden wir, wie früher geschildert, zwei Bänder.)

Bei *Brachionus plicatilis*[1] findet man ein dorsales und ein ventrales Paar der Retractores coronae, ähnlich auch im Fuße, und ein Paar der Muskeln zum Enddarm, welche den betreffenden Muskeln bei *Conochiloides* entsprechen. Bei *Brachionus pala*[2] und *rubens*[3] sind drei Paare der Fußmuskeln eingeführt, was gänzlich mit den Fußmuskeln bei *Callidina russeola*, *Floscularia* und *Stephanoceros* übereinstimmt. Dasselbe gilt auch für die Fußmuskeln bei *Euchlanis dilatata*[4].

In der Ordnung *Bdelloida* treten infolge der Segmentation ziemlich bedeutende Modifikationen in der Anordnung des Muskelsystems auf. Was die Hautmuskeln anbelangt, so ist es besonders zu erwähnen, daß bei *Callidina symbiotica*[5] keiner von den Längsmuskeln in den Fuß eintritt, und daß übereinstimmend mit *Conochiloides* die Quermuskeln im Fuße gänzlich fehlen. Im Rumpfe finden wir auf der Dorsalseite bei beiden Arten nur ein Paar von Längshautmuskeln (lmd [*Callidina*] $= lm_2$ [*Conochiloides*]), während auf der Ventralseite *Callidina symbiotica* fünf Paare gegen ein einziges bei *Conochiloides* aufweist. Von den Quermuskeln sind bei *Callidina* elf Muskeln, die eine Breite von 0,005—0,0088 mm erreichen. Von diesen Muskeln sind nur die zwei ersten gänzlich geschlossen und den Muskeln (Sphincteres coronae) bei *Floscularia*, *Stephanoceros*, *Apsilus* und *Conochiloides* analog. Die übrigen Quermuskeln sind nur auf der Ventralseite unterbrochen. Von den Leibeshöhlenmuskeln ist das ventrale Paar (*rc Callidina* = *lhm'*$_2$ *Conochiloides*), welches das Zusammenziehen des Vorderendes besorgt, beiden Arten gemeinsam. Zu diesem gesellt sich ein den Fuß besorgendes Paar (*lp Callidina* = *lhm*$_2$ *Conochiloides*). Retractor pharyngis ist bei *Callidina* ungemein mächtig entwickelt und inseriert an der Körperwand, was bei dem *Conochiloides* infolge des Einschiebens des Dotterstockes zwischen Pharynx und Körperwand nicht mehr möglich ist; hier befestigt er sich, wie schon erwähnt wurde, auf dem Magendarm. Zum Einziehen des Fußes dient bei *Callidina* noch der Muskel *mp*, der vielleicht dem hinteren Teile des *lhm*$_1$ bei *Conochiloides* entspricht. Auf der Dorsalseite gleicht der kurze Muskel *ml* bei *Callidina* etwa dem *lhm*$_3$ unsrer Gattung, das innere Paar (*fr*) dem *lhm*$_4$, ist aber wie das vorangehende Paar nur in der vorderen Körperhälfte entwickelt. Von den am Intestinum inserierenden Muskeln ist ein Paar gemeinsam (*bm* [*li*] *Conochiloides* = *im Callidina*).

---

[1] K. Möbius, Ein Beitrag zur Anatomie des *Brachionus plicatilis*. Diese Zeitschr. Bd. XXV. S. 103—113. 1875.

[2] Voigt u. Jung, Lehrbuch der prakt. vergl. Anatomie. S. 424—444. 1886.

[3] Hudson and Gosse, The Rotifera or Wheal-Animalcules. 1886.

[4] E. Eckstein, Die Rotatorien der Umgegend von Gießen. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. S. 386. Fig. 33. 1884.

[5] C. Zelinka, Studien über Räderthiere. I. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. S. 422—428.

Bei *Callidina russeola*[1] sind 14 querverlaufende Hautmuskeln entwickelt; auf der Dorsalseite findet man zwei Paare von Längshautmuskeln, von denen das längere innere mit dem ähnlichem Muskel bei der vorangehenden Art übereinstimmt. In der Umgebung des Enddarmes ist wieder ein Muskelpaar gemeinsam (*dh Callidina russeola* = *im Callidina symbiotica* = *bm Conochiloides*). Retractor pharyngis ist ähnlich wie bei *Callidina symbiotica* entwickelt; gemeinsam ist auch Retractor coronae auf der Ventralseite. *Callidina russeola* besitzt drei Paare von Fußmuskeln, von denen zwei innere mit denjenigen bei *Callidina symbiotica* übereinstimmen; das dritte, lateral gelegene erinnert auf dem Muskel *lhm*$_3$ bei *Conochiloides*.

Bei der Gattung *Discopus*[2] ist von den Längshautmuskeln nur das dorsale Paar, das jenem bei den vorangehenden Arten behandelten entspricht, entwickelt. Von den zwölf Quermuskeln ist nur ein einziger gänzlich geschlossen (r_2) und entspricht dem Ringmuskel bei *Conochiloides* (ps_3). Retractor pharyngis ist zwar nicht entwickelt, seine Funktion ist aber durch einen andern Muskel (l_2) vertreten. In der Umgebung des Enddarmes finden wir den schon bei *Callidina* besprochenen Muskel, der also folgenden Rädertieren gemeinsam ist: *Discopus* (*Bm*), *Callidina symbiotica* (*im*), *Callidina russeola* (*dh*), *Conochiloides* (*bm*). Schon bei *Callidina* haben wir den dorsalen zum Einziehen des Räderorgans dienenden Muskel (*ml*) mit dem vorderen Teile des Muskels lhm_3 bei *Conochiloides* verglichen; hier finden wir denselben Muskel (*dR*). Indem wir die Homologie dieses Muskels annehmen, müssen wir den ventralen Muskel *vR* als übereinstimmend mit dem Muskel lhm'_2 bei *Conochiloides* und *rc* bei *Callidina* betrachten. Daneben finden wir bei *Discopus* noch zwei Paare von Muskeln, von denen das innerste (v_1, l_2) etwa dem Muskel lhm_1 bei *Conochiloides* entspricht. Für das zweite Paar finden wir bei *Conochiloides* keine Analogie, ausgenommen, daß wir ihn mit dem Hautmuskel lm_1 vergleichen, mit welchem er auch in seiner Funktion übereinstimmt. Im hinteren Teile des Rumpfes finden wir bei *Discopus* drei Muskelpaare. Das innerste ist dem hinteren Teile des Muskels lhm_1 bei *Conochiloides*, mit welchem er auch durch die Lage des Muskelkörpers übereinstimmt, zu vergleichen, das äußere dann dem Muskel lhm_2. Das zwischen diesen beiden liegende Paar entspricht vielleicht dem Hautmuskel lm_1.

---

[1] C. Zelinka, Studien über Räderthiere. III. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892. S. 17—21.

[2] C. Zelinka, Studien über Räderthiere. II. Ebenda. Bd. XLVII. 1888. S. 363—378.

Übersehen wir das Muskelsystem aller behandelten Rädertiere, so können wir folgendes feststellen: Die Muskeln sind auf der ventralen bzw. ventro-lateralen Seite viel mächtiger als auf der dorsalen entwickelt. Von den Muskeln erhalten sich bei allen Gruppen: der ringförmige Hautmuskel Sphincter coronae, die dorso- und ventrolateralen Leibeshöhlenmuskeln als Retractores coronae, und der sich zu dem Hinterdarm hinziehende Leibeshöhlenmuskel.

Zelinka (l. c. II. S. 374) teilt die Leibeshöhlenmuskeln in zwei Gruppen: vordere und hintere, in welcher letzteren noch eine dorsoventrale Gruppe entwickelt sein kann. Die Muskeln der vorderen Gruppe versorgen das Räderorgan, Pharyngealröhre und die Haut des Vorderkörpers, diejenigen der hinteren Gruppe den Fuß, die Haut des hinteren Körperendes und den Enddarm. Beide Gruppen haben eine entgegengesetzte Richtung und sind durch eine äquatoriale Zone, die bald schief, bald senkrecht auf die Längsachse steht, getrennt. Zelinka sammelt ein ausführliches Material zur Begründung jener Einteilung, nur bei *Lacinularia* und also bei der ganzen Familie *Melicertidae* läßt er die Frage offen, und fügt nur bei, daß nach den derzeitigen Angaben sich die Muskeln von der Fußspitze bis ins Räderorgan ziehen sollen. Daß wir auch hier mit jener Trennung zu tun haben, läßt der Blick auf die Leibeshöhlenmuskeln von *Conochiloides* gleich erkennen. Bei dem zweiten ventralen Muskel (*lhm*$_2$) ist jene Trennung in gleicher Weise wie z. B. bei *Bdelloida* entwickelt. Aber auch bei den übrigen Muskeln ist jene Äquatorialzone durch Insertion der Muskeln auf die Körperwand deutlich ausgeprägt. Auch die dorsoventrale Gruppe der Muskeln finden wir hier in der Umgebung des Enddarmes entwickelt.

Bei den Arten, wo der Fuß fehlt, sind natürlich die Muskeln nur mit der vorderen Gruppe zu vergleichen.

Es erübrigt nur die Frage der Muskelhistologie. Die VOGT-JUNGsche (l. c. S. 429) Einteilung der Muskeln hat schon ZELINKA einer Kritik unterworfen (l. c. II. S. 375/376), der selbst die Einteilung der Muskeln in Haut- und Leibeshöhlenmuskeln gemacht hat. Beide sollen sich nicht nur durch ihre Lage, sondern auch histologisch unterscheiden, indem die Hautmuskeln »aus feinen in einer Schicht eng aneinander gelagerten Fibrillen zusammengesetzte Bänder« sind. Diese Struktur kann man nicht bei allen Rädertieren finden; es ist zuerst die Gattung *Pedalion* zu erwähnen, bei welcher sich die Hautmuskeln von den Leibeshöhlenmuskeln keineswegs unterscheiden, indem sie wie diese quergestreift sind. Daraus folgt, daß man histologisch die Muskeln beider Gruppen nicht bei allen Rädertierarten unterscheiden kann; was aber die Lage betrifft, läßt sich nichts gegen jene Einteilung einwenden.

Die Leibeshöhlenmuskeln können entweder glatt oder quergestreift sein. Auch Übergänge findet man. So sind bei *Conochilus volvox*, wie schon PLATE[1] beobachtet hatte, die Längsmuskeln bald glatt, bald quergestreift. Bei *Lacinularia socialis* führt MASIUS (l. c. S. 25) neben den glatten noch ein Paar von quergestreiften Muskeln. Das Sarkoplasma liegt entweder innen, wobei die kontraktile Substanz die Rinde bildet, an einer Stelle zutage tritt und den Kern enthält (Beispiel: *Callidina*, *Discopus*), oder liegt mit dem Kern außen und dann bildet die kontraktile Substanz die Achse (Beispiel: *Conochilus*, *Conochiloides*).

Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Hirnganglion (Fig. 3, 11, 14 *C*) liegt über dem Pharynx in unmittelbarer Nähe des Räderapparates und ist ziemlich schwer sichtbar. Von oben betrachtet hat es annähernd die Form eines Rechteckes, dessen längere Seite quer zur Längsachse des Körpers gelegen ist. Auf Sagittalschnitten (Fig. 11) ist es birnförmig, mit nach hinten gerichtetem breiteren Ende. Die Ganglienzellen sind hauptsächlich auf der dorsalen Seite gelegen, gehen aber hinten auch auf die Ventralseite über. Sie sind zahlreich und streng bilateral symmetrisch angeordnet. Die in den Ecken befindlichen Ganglienzellen gehen in Nervenfasern über. Die Punktsubstanz befindet sich in ventraler Partie des Gehirns und hinten auch in der Mitte.

---

[1] L. PLATE, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XIX. S. 92. 1885.

Unter dem Pharynx finden wir auf Schnitten ein eiförmiges Gebilde (Fig. 11, 15 *g.sboe*), welches zahlreiche, symmetrisch angeordnete Kerne enthält; diese erinnern viel an die Kerne des Gehirns. Es handelt sich da wahrscheinlich um das Ganglion suboesophageale, welches Zelinka bei *Callidina* und *Discopus* gefunden hatte, so daß *Conochiloides* einen neuen Beweis für die Existenz dieses Gebildes auch bei andern Rädertieren liefert. Connective mit dem Gehirn habe ich leider nicht gefunden, obzwar der Verlauf des Nerven n_2 (Fig. 14) auf solche zu zeigen scheint.

In der Mitte der dorsalen Fläche des Gehirns entspringt hinten ein Nervenpaar für den Dorsaltentakel (Fig. 3 *dtn*). Etwa in der Hälfte seiner Länge zeigt jeder Nerv eine Ganglienzelle (Fig. 11 *Tg*). Hinter dieser zweigt sich ein kurzes Ästchen zum Pharynx ab (Fig. 11 Tf_2). Eng vor dem Ende des Nerven entspringt nach oben ein neuer Nerv (Tf_1), der in seinem Verlauf wieder mit einem kleinen Ganglion versehen ist (*mG*). Dieser Nerv endet in der dicht den mittleren Räderorganzellen anliegenden Zelle und läßt sich nur auf günstigen Sagittalschnitten verfolgen.

An seinem Ende im Dorsaltentakel ist ein jeder Nerv angeschwollen, den Kern aber habe ich hier nicht beobachtet. Der Dorsaltentakel ist durch eine ringförmige Verdickung der Cuticula geschützt. Die Sensitivborsten sind kurz, hyalin.

Aus den hinteren Ecken des Hirnganglions entspringt ein Nervenpaar (Fig. 3 *nd*), das sich schräg zu dem dorsalen Längshautmuskel herabzieht. Vor seinem Ende gibt ein jeder Nerv ein Ästchen auf den Ringmuskel (ps_3) ab.

In den vorderen Ecken sieht man ein Nervenpaar entspringen, das sich schräg zu den Räderorganzellen hinaufzieht (Fig. 3 *ns*). Die Endigung dieses Nerven zu finden ist mir nur bei wenigen Exemplaren gelungen. Es geschieht so, daß der Nerv sich in ein keulenförmiges Ganglion verdickt; dieses erinnert ein wenig an das rätselhafte Gebilde, welches man bei *Apsilus* findet.

Auf der Dorsalseite ist noch ein Paar von den zu den Augen ziehenden Nerven zu erwähnen (Fig. 3 *no*). Die Nerven entspringen auf der dorsalen Fläche des Gehirns nahe bei den oben besprochenen Nerven. Sie sind lang, ziehen sich schräg hinauf, und ein jeder ist in seinem Verlauf mit einem kleinen Ganglion versehen.

Die Augen liegen dicht zwischen den Räderorganzellen und sind aus Pigment und einem stark lichtbrechenden Körper oder Linse zusammengesetzt. Das Pigment ist rot und umhüllt in Form einer Halbkugel die Linse; diese ist hyalin, farblos. Unter dem Auge bildet der Sehnerv ein dem Pigment dicht anliegendes Ganglion.

In der vorderen Partie des Gehirns und zwar mehr aus seiner Ventralfläche entspringt ein Paar von ziemlich dicken Seitennerven, die sich schräg nach unten ziehen und, wenn wir von der Dorsalseite sehen, unter dem Geflecht des Excretionsapparates verschwinden (Fig. 3 *nlv*). Der weitere Verlauf der Nerven läßt sich nur, wenn man das Tier von der Ventralseite beobachtet, verfolgen. Man sieht, daß sich jeder Nerv bald in zwei Äste teilt: in einen dickeren sich zu den Ventraltentakeln ziehenden (Fig. 6 *nv*), und in einen schwächeren (*nl*), der zur Seite des Körpers weiter läuft.

Der zu den Ventraltentakeln sich ziehende Nerv, den man nach Zelinkas Nomenklatur als Nervus ventralis bezeichnen muß, gibt in seinem Verlauf kein Ästchen ab und zieht direkt in die Tentakel.

Diese sind röhrenförmig am Ende ein wenig verengt. Ihre Länge beträgt 0,08—0,09 mm. Auf dem Ende ist die Cuticula nach innen eingestülpt und bildet einen Becher. Zum Zusammenziehen der Ventraltentakel dient ein Muskel, der sich von dem ersten Leibeshöhlenmuskel abzweigt. Neben dem ist vielleicht auch ein System von feinen Hautquermuskeln entwickelt, wie man aus der Runzeligkeit der Tentakel urteilen kann. Der Nerv zieht sich in der Mitte der Tentakel und ist auf seinem Ende in eine keulenförmige Zelle verdickt, die mit deutlichem Kern versehen ist. Diese Zelle ragt ein wenig in die Höhle des Bechers und trägt ein Büschel von feinen Sensitivborsten.

Der zweite Nerv — Nervus lateralis — zieht in der Nähe des zweiten Leibeshöhlenmuskels und gibt bald (bei *I*) ein Ästchen (*Inl*) an den ersten Leibeshöhlenmuskel (lhm'_1) ab. Eng vor seinem Eintritt in den Muskelkörper gibt das Ästchen den Ursprung zweier Nerven an die Hautmuskeln p_1 und *cm* (Inl_1, Inl_2); neben dem zweigt sich hier auch ein Nerv zum Ovarium (Fig. 21 *Inl'*) ab; dieser endigt mit einer Ganglienzelle, die drei Ästchen den Ursprung gibt. Ihren Verlauf konnte ich nicht weiter verfolgen.

Von der Abzweigung *I* zieht Nervus lateralis weiter und innerviert den Muskel *lhm'*$_2$ (*II*). Die Innervation geschieht wieder im Muskelkörper, den der Nerv ununterbrochen verläuft. Ob er in diesem vielleicht ein Ästchen abgibt, ließ sich nicht konstatieren. Hinter dem Muskelkörperchen zweigt ein kurzer, den Excretionsapparat innervierender Nerv ab. Vor dem neunten Quermuskel zweigen neue Nebennerven ab. Hier befindet sich eine deutliche Nervenzelle mit dem Kern (*III*). Aus dieser geht schräg nach oben ein Ästchen (*IIInl*$_1$), das mit einem Ganglion an dem Hautlängsmuskel endigt, nach unten ein Ästchen an den neunten Quermuskel (*IIInl*$_2$).

Der Hauptnerv zieht sich in seiner früheren Richtung und gibt ein neues Ästchen an den Längshautmuskel ab (*IV*). Vor dem letzten Quermuskel sehen wir in seinem Verlaufe ein Ganglion, aus dem rechts und links die Nerven an die Leibeshöhlenmuskeln ziehen (*Vnl*$_1$ und *Vnl*$_2$).

Von da zieht der Hauptstamm schräg nach innen zum ersten Leibeshöhlenmuskel und durchsetzt sein Muskelkörperchen (*VI*); dann biegt er wieder nach außen und läßt sich in seinem weiteren Verlaufe leichter nur in der Seitenansicht verfolgen, obzwar er auch so sehr schwer sichtbar ist. Er zieht zuerst zum dritten Leibeshöhlenmuskel und gibt vor diesem (Fig. 7 *VII*) ein auf die Dorsalseite hinaufziehendes Ästchen ab; bisweilen geschieht dies schon früher bald nach dem Heraustreten des Nerven aus dem Muskelkörperchen. Dieser Seitenast bildet bald ein an den dritten Längsmuskel sich anlagerndes Ganglion (*VIIgl*$_1$), hinter welchem ein Ästchen zum Hautmuskel abzweigt. Am vierten Längsmuskel bildet er eine neue Ganglienzelle (*VIIgl*$_2$) und vor dieser entspringt ein Ästchen zur Hypodermis des Fußes. Von da zieht sich der Nerv direkt hinauf und innerviert den Hautmuskel *lm*$_3$ und zwar in seinem oberen Teile.

Kehren wir jetzt zu jener Stelle, wo die Abzweigung geschah, zurück (*VII*). Der Hauptnerv zieht in die unmittelbare Nähe des dritten Leibeshöhlenmuskels und ist mit einem Ganglion (*VIIIgl*), von welchem ein Nebenast an den ventralen Hautmuskel abzweigt, versehen. Von da zieht sich der Nerv wieder gegen die Ventralseite und etwa in der Hälfte des Fußes sehen wir eine neue Ganglienzelle (*IXgl*). Ganglien des rechten und linken Nerven sind da einander genähert und berühren sich. Aus diesem Ganglion gehen Nerven auf die Dorsal- und Ventralseite ab, ihre Endigung konnte ich aber nicht wahrnehmen; sie ziehen sich wahrscheinlich zu der drüsigen Hypodermis. Der Hauptnerv zieht in seiner früheren Richtung weiter und bildet ein neues, kleines Ganglion (*X*), von welchem ein kurzes Ästchen an die Hypodermis abgeht.

Dann wendet sich der Nerv ein wenig gegen die Dorsalseite und ist mit einem neuen Ganglion (*XI*) versehen; von diesem ziehen zwei Seitennerven zu den dorsalen und ventralen drüsigen Hypodermalzellen. Der Hauptstamm zieht sich bis in die Nähe der Fußdrüsen, wo wir sechs Ganglienzellen finden (*ngl*); diese besorgen die Innervation der Fußdrüsen.

Die Endigung der Nerven an den Muskeln ist von zweierlei Art. An den Hautmuskeln (Fig. 9) bildet der Nerv eine kleine Ganglienzelle (*gz*), die der kontraktilen Substanz dicht anliegt, also Verhältnisse, welche wir noch bei *Callidina* und *Discopus* finden. Bei den Leibeshöhlenmukeln tritt der Nerv in eine niedrige, kernhaltige plasmatische Pyramide, in das sog. Muskelkörperchen. Auf den Abzweigungsstellen finden wir meistens eine Ganglienzelle mit deutlichem Kern (Fig. 8).

Da das Nervensystem nur bei sehr wenigen Arten genauer bekannt ist, so läßt sich der Vergleich in ganz durchgreifender Weise nicht durchführen. Im folgenden behandle ich die einzelnen Arten in jener Reihenfolge, der ich schon bei dem Muskelsystem folgte.

Bei der Gattung *Conochilus* ist besonders die Abwesenheit des Dorsaltentakels auffallend, was schon PLATE (l. c. S. 11) angibt und was ich selbst bestätigen kann. Die Augen liegen da eng am Gehirn und sind mit demselben durch einen sehr kurzen und dicken Nerven verbunden. Die Ventraltentakel sind auf die Krone verschoben, und stimmen in der Struktur mit denen unsrer Gattung. Der Verlauf des sie innervierenden Nerven ist nicht bekannt.

Bei der Gattung *Lacinularia* ist nach MASIUS (l. c. S. 26—28) der zum Dorsaltentakel ziehende Nerv unpaarig und teilt sich erst in seinem weiteren Verlaufe in zwei Nerven. In der Wirklichkeit ist dieser Nerv schon von seinem Anfang an paarig, beide Nerven liegen aber dicht aneinander, so daß der Eindruck eines einheitlichen Nerven leicht entstehen kann. Diese Nerven stimmen mit denjenigen bei *Conochiloides* gänzlich überein, sind aber viel länger. Der Dorsaltentakel ist zwar unpaar, erhält aber »des traces d'une dualité primitive«. Seitlich von diesen Nerven entspringt aus dem Gehirn ein Nervenpaar, das sich in zwei Äste teilt; von diesen versorgt der eine den Muskel, der andre die Räderorganzellen, die am Dorsaltentakel liegen. Dieser Nerv ist mit den Nerven *nd* bei *Conochiloides* zu vergleichen, wo er aber nur der Innervation der Hautmuskeln dient. Ganz seitlich entspringt aus dem Gehirn ein Nervenpaar zum Räderorgan; jeder Nerv ist auf seinem Verlaufe mit einer dreieckigen Zelle versehen, aus welcher die die Räderorganzellen innervierenden Ästchen ausgehen. Dieser Nerv ist vielleicht dem Nerven *ns* bei unsrer Art gleich zu setzen; auch da habe ich eine ähnliche Zelle angegeben, ihre Beziehungen in dem Räderorgan konnte ich aber nicht feststellen. Endlich erwähnt Masius noch einen Nerv, der zwischen diesem und dem vorangehenden entspringt. Es ist kein Zweifel, daß es sich da um den Nerven handelt, der den Ursprung dem Nervus lateralis und ventralis gibt. Dies bestätigt sein Ursprung, so auch die Innervation der Organe. Masius denkt, daß bei *Lacinularia* ähnlich wie bei *Asplanchna* jede Räderorganzelle von einem besonderen Nerven versorgt wird, was ich bei *Conochiloides* nicht feststellen konnte.

Bei *Pedalion mirum* gibt Daday[1] an, daß das Gehirn von einem feinen, strukturlosen Häutchen umgeben ist, welche Angabe nur zu bezweifeln ist, da bei keinem Rädertiere etwas Ähnliches beobachtet wurde, und Levander selbst, der das Gehirn auf Schnitten bei dem nahe verwandten *Pedalion fennicum* studiert hatte, nichts Ähnliches erwähnt, obzwar ihm Dadays Angabe wohl bekannt war. Beide Autoren erwähnen übereinstimmend einen unpaaren Nerven zu dem Dorsaltentakel. Daday führt an, daß das unter dem Tentakel liegende Ganglion aus einigen spindelförmigen, mit Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt ist, und Levander (l. c. S. 24—25) fügt hinzu: »Möglicherweise besteht das Ganglion jedoch aus zwei spindelförmigen Zellen, wofür einige von mir gemachte Beobachtungen sprechen.« Verhält sich die Sache so, so zweifle ich nicht, daß dieser Nerv paarig ist; zwar liegen beide Nerven dicht aneinander, so daß sie den Eindruck eines einheitlichen Nerven machen, was auch bei *Conochiloides* leicht geschehen kann. Die lateralen Ventraltentakel liegen bei *Pedalion* auf den Ventralrudern. Daday gibt an, daß das unter ihnen liegende Ganglion aus einigen kernhaltigen Zellen zusammengesetzt ist, was Levander so korrigiert, daß es sich nur um eine Zelle handelt. In dieser Hinsicht stimmt *Pedalion* also mit unsrer Gattung. Über die Entstehung der zu den Ventraltentakeln laufenden Nerven gibt Daday an, daß diese in den Ecken des hinteren Randes des Gehirns entstehen. Nach Plates Erfahrungen erscheint dies aber nicht richtig, da diese Nerven nicht in direkter Verbindung mit dem Gehirn stehen. Zwar finden wir eine ähnliche Angabe auch bei Wierzejski für die Gattung *Atrochus*, in beiden Fällen finden wir aber leider keine Erwähnung vom Nerven, den wir als Nervus lateralis bezeichnen, so daß sich diese Frage bisher nicht definitiv entscheiden läßt. Die Augen sind bei *Pedalion* ähnlich wie bei unsrer Art gebaut und stehen auch in direkter Verbindung mit dem Gehirn.

---

[1] E. Daday, Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der *Hexarthra polyptera* Schm. Termész. Füz. Vol. X. 1886. S. 229.

Durch die Form des Gehirns und die Lage der Ganglienzellen ähnelt unsrer Gattung am meisten *Apsilus*. Auch hier »the nerve cells are . . . . arranged mainly dorsally and posteriorly« (Montgomery l. c. S. 373). Zum Dorsaltentakel gehen aber bei *Apsilus* drei Nervenpaare; der Tentakel selbst entbehrt der Sensitivborsten und ist nur von der verdickten Cuticula, der eine Gruppe von sechs Zellen dicht anliegt, gebildet. Besonders interessant ist aber der Durchtritt von Muskeln durch das Gehirn. Neben dem Dorsaltentakel finden wir noch zwei Paare von Sinnesorganen. Von diesen entspricht das seitliche ventrale den Ventraltentakeln bei *Conochiloides*. Interessant ist aber das vordere laterale Sinnesorgan, von welchem Gast sagt, daß wir nichts Ähnliches bei den andern Rädertieren finden. Mir scheint aber, daß man doch ein ähnliches Gebilde finden kann und zwar bei der Gattung *Asplanchna*. Wie es sich bei näherer Untersuchung zeigt, ist hier der Dorsaltentakel aus zwei Gebilden zusammengesetzt, die dicht aneinander liegen. Auch der zu diesen Gebilden sich hinziehende Nerv ist, was man bisher übersehen hat, paarig; beide Nerven sind freilich dicht aneinander gelegt und machen den Eindruck eines einheitlichen Nerven; bisweilen können wir aber, besonders in ihrer hinteren Partie, die wirkliche Zusammensetzung bemerken; ein Nerv zieht sich zum eigentlichen Dorsaltentakel, indem der zweite ein dicht über diesem gelegenes Organ versorgt; dieses Organ enthält einige deutliche Kerne und erinnert viel an jenes bei *Apsilus*. Nehmen wir an, daß dieses Organ jenem bei *Apsilus* entspricht, so haben wir bei diesem jenes Stadium, wo sich beide Gebilde voneinander getrennt hatten: die Dorsaltentakel sind in ein unpaares Gebilde zusammengeflossen, während das andre Organ seitlich liegen blieb und sich noch weiter differenziert hat. Bei *Conochiloides* entspricht dann der Nerv *ns* dem Nerven, welcher dieses Organ bei *Apsilus* innerviert, worauf auch seine Endigung hinweist.

Bei den Gattungen *Stephanoceros* und *Floscularia* finden wir, mit *Conochiloides* übereinstimmend, ein Paar von den zu dem Dorsaltentakel hinziehenden Nerven; dieser bei *Floscularia campanulata* »was found to consist of from four to six hypodermal cells« (MONTGOMERY l. c. S. 387/8), welche mit dem Ganglion, das wir bei *Callidina* und *Discopus* unter dem Dorsaltentakel finden, zu vergleichen sind. Besondere Hirnnerven versorgen nach MONTGOMERY auch laterale (= ventrale) Tentakel, was den bei andern Rädertieren bekannten Verhältnissen nicht entspricht; ein Paar von Nerven, die sich am Proventriculus ziehen, entsprechen etwa dem Nervus lateralis bei *Conochiloides.* Für beide Gattungen ist ein unpaarer Nerv, der aus der hinteren Partie des Gehirns zur Hypodermis zieht, charakteristisch; in dieser Hinsicht gleichen beide Gattungen dem *Discopus* und *Atrochus.*

Bei *Atrochus* beschreibt WIERZEJSKI (l. c.) einen unpaaren Nerven zu dem Dorsaltentakel. Dieser ist hier ähnlich wie bei *Apsilus* gebaut und entbehrt auch der Sensitivborsten, was neben der Abwesenheit des Räderapparates ein neuer Beweis für die Feststellung einer neuen schon von WIERZEJSKI vorgeschlagenen Familie *Atrochidae* ist. Der Vergleich mit den eng verwandten *Stephanoceros* und *Floscularia* führt uns zum Schlusse, daß es sich hier um einen ursprünglich unpaaren und erst sekundär zusammengeflossenen Nerven handelt, wie wir es auch bei *Discopus* finden. Das sich zum Dorsallappen hinziehende Nervenpaar ist mit dem Nerven *ns* bei *Conochiloides* zu vergleichen. Der die Ventraltentakel besorgende Nerv soll auch direkt aus dem Gehirn entspringen. Aus der hinteren Partie des Gehirns zieht sich ein Nervenpaar nach hinten zur Hypodermis, welches mit dem entsprechenden Nerven bei *Stephanoceros* und *Floscularia* und jenen bei *Discopus* zu homologisieren ist.

Bei der Gattung *Asplanchna* ist der ursprünglich doppelte Charakter des Dorsaltentakels deutlich ausgeprägt; hier sind diese Organe weit von dem Gehirn gelegen und sind durch einen direkt aus dem Gehirn entspringenden Nerven innerviert; daneben, was interessant ist, sind sie miteinander durch einen besonderen Quernerv verbunden. Auf die Zusammensetzung der Tentakel habe ich schon hingewiesen. Das Räderorgan ausgenommen ist der Körper der *Asplanchna* durch die Äste eines dicken Nerven innerviert; dieser Nerv entspricht jenem, der bei *Conochiloides* und *Bdelloida* dem Nervus lateralis und ventralis den Ursprung gibt. Auch hier zweigen sich die die Ventraltentakel innervierenden Nerven von diesem ab. Der Ventraltentakel ist einfach und stimmt mit jenen der andern Rädertiere ganz überein. Die Innervation des Räderorgans ist hier dadurch interessant, daß nach Masius (l. c.) jede Zelle durch einen besonderen Nervenast, die Ventralzellen sogar durch direkt aus dem Gehirn entspringende Nerven innerviert sind. Die zu den Augen ziehenden Nerven endigen vor dem Pigmentflecke mit zwei kleinen Zellen, worin man die Übereinstimmung mit der Gattung *Conochiloides* erblicken kann.

Es erübrigt der Vergleich des Nervensystems mit den in dieser Hinsicht am besten bekannten Arten, nämlich: *Callidina symbiotica*, *Callidina russeola* und *Discopus synaptae*. Was das Centralnervensystem anbelangt, so begegnen uns die ursprünglicheren Verhältnisse bei der Gattung *Discopus*, weil da das Gehirn nicht so konzentriert ist wie bei den Callidinen, welche in dieser Hinsicht mehr mit unsrer Gattung übereinstimmen. Durch die äußere Form unterscheidet sich das Gehirn der Bdelloiden von unsrer Art. Besonders interessant ist die Anwesenheit eines zweiten Nervencentrums, des sog. Ganglion suboesophageale. Seine Anwesenheit hat Zelinka zuerst bei der Gattung *Discopus* festgestellt, später hat er es aber bei allen Callidiniden gefunden. Wie schon früher angegeben, finden wir dieses Gebilde mit aller Wahrscheinlichkeit auch bei *Conochiloides*; wie dort so auch hier ist es ein Gebilde, das viele symmetrisch angeordnete Kerne enthält; bei *Discopus* gibt Zelinka ihre Zahl auf 14—16 an; bei *Conochiloides* finden wir etwa 20 Kerne.

Der zu dem Dorsaltentakel ziehende Nerv ist bei diesen Arten unpaarig. Der Tentakel ist wie bei *Conochiloides* mit Sensitivborsten versehen. Der Nerv verdickt sich im Tentakel spindelförmig, aber den Kern hat Zelinka in dieser Verdickung nicht beobachtet, was auch mit *Conochiloides* übereinstimmt. An der Basis des Tentakels finden wir wie bei *Callidina*, so auch bei *Discopus* ein kleines Ganglion, von welchem ein Nervenpaar zum Rüssel abgeht. Bei unsrer Gattung ist der Dorsaltentakelnerv paarig, aber mit *Discopus* und *Callidina* übereinstimmend, zweigt sich von ihm ein Paar von Nerven, die zum Räderapparat hinaufziehen, wo sie in einem kleinen Ganglion, welches dem medianen Ganglion im Rüssel der genannten Bdelloiden entspricht, endigen. Aus diesem geht also hervor, daß diese Partie der Krone, wo jene Nerven endigen, dem Rüssel der Bdelloiden entspricht. Zelinka sagt über jene Nervenverbindung des Tentakels mit dem Rüssel: »Dadurch ist ein unmittelbares Leiten eines Reizes vom Taster zu dem Rüsselganglion ermöglicht, welches wohl zur Folge hat, daß in dem Falle, als das Rüsselganglion auch motorische Funktionen zu erfüllen imstande ist, der ausgestreckte Rüssel sofort zum Einziehen gebracht wird, wenn ein Körper an den Taster anstößt, oder daß, da der Taster das erste Organ ist, welches beim Ausstrecken des kontrahierten Tieres in die Außenwelt tritt, bei Reizung desselben das Ausstrecken des Rüssels sofort unterbleibt (l. c. I. S. 474). Auch bei *Conochiloides* ist der Taster das erste Organ, welches beim Ausstrecken des Tieres nach außen tritt, und bei Reizung desselben kann also infolge der Überführung des Reizes in jenes Ganglion, welches zwischen den Räderorganzellen liegt, das Ausstrecken der Krone unterbleiben.

Bei *Callidina* und *Discopus* zweigt sich von dem Basalganglion noch ein Nerv an die Pharyngealröhre ab, welchen wir auch bei *Conochiloides* finden, jedoch mit dem Unterschiede, daß er sich auf dem Pharynx selbst hinzieht (Fig. 11 mG, Tf_2).

Noch eine Angabe zeigt auf die Anwesenheit der vom Dorsaltentakel zur Hypodermis des Räderorgans ziehenden Nerven. Es ist dies die Angabe PLATES (l. c. S. 45) bei *Synchaeta* und *Hydatina.* Er spricht zwar von feinen Muskelfasern, wozu aber ZELINKA — und wie aus dem Vergleiche mit *Conochiloides* folgt — ganz richtig bemerkt: »Da jedoch Muskeln zwischen einem Nerven und der Hypodermis des Räderorgans mir nicht recht plausibel erscheinen, so kann ich die Vermutung nicht unterdrücken, daß man hier mit den gleichen Nervenfasern, wie zwischen Rüssel und Taster der von mir untersuchten Philodiniden zu tun habe, und daß die Nervenfasern zu den dem Philodinidenrüssel homologen Teilen des Kopfes dieser *Synchaeta* und *Hydatina* hinlaufen, welchen der Rüssel fehlt« (l. c. II. S. 407). Auch WIERZEJSKI zeichnet bei *Atrochus* einen Nerven von dem Taster in den dorsalen Lappen.

Der Dorsaltaster ist bei allen Rädertieren — mit Ausnahme der Gattung *Conochilus* — entwickelt. Seine Form ist sehr verschieden: entweder eine einfache Warze, häufig in zwei Teile geteilt, oder eine auf dem Ende eingestülpte, ein- oder zweigliedrige Röhre, oder ein paariges Gebilde. Am meisten trägt er Sensitivborsten, die nur selten fehlen (z. B. *Apsilus*, *Atrochus*). In den meisten Fällen ist der sich zum Taster hinziehende Nerv paarig; häufig legen sich auch beide Nerven so dicht aneinander, daß sie den Eindruck eines einheitlichen Nerven machen. Das nächste Stadium bildet ein unpaarer Taster mit nur einem Nerven (*Callidina*, *Discopus*, *Atrochus*). Plate (l. c. S. 79—80) sagt bei der Behandlung von *Asplanchna myrmeleo*: »Aus der Anwesenheit einer queren Kommissur und dem individuellen Auftreten dieses schrägen Nerven kann man schließen, daß ursprünglich nur ein unpaarer dorsaler Taster, wie bei der Mehrzahl der übrigen Rotatorien, vorhanden gewesen ist.« Mir scheint viel richtiger Zelinkas Ansicht (l. c. II. S. 408—409), der bei der Behandlung der Behauptung Plates sagt: »Nicht vom Nervencentrum, sondern von der mit Sinneszellen versehenen und mit der Außenwelt in Berührung stehenden Peripherie gehen jene Einflüsse aus, durch welche eine Veränderung der anatomischen Verhältnisse der Sinnesorgane statthaben kann. Eine Teilung eines Sinnesorgans wird also seinen Grund in bestimmten, auf dieses von außen ausgeübten Reizen haben und daher an diesem selbst und nicht am Nervencentrum seinen Anfang nehmen. Das Nervencentrum, phylogenetisch selbst nur aus ursprünglich peripher gelegenen Sinnes- bzw. Ganglienzellen entstanden, welche nach und nach zum Centrum vereinigt wurden, wird nur passiv der Spiegel der an der Oberfläche vorgegangenen Veränderungen sein. Teilungen der Sinnesorgane werden daher an der Peripherie ihren Anfang nehmen und erst am Ende der vollendeten Reihe am Gehirn sich bemerkbar machen. Wenn sich demnach der Taster teilen würde, dann müßte man geteilte Taster mit einem unpaaren Nerv zum Gehirn finden und paarige Taster mit eventuell gabelig sich teilenden Nerven als Stufe der von der Peripherie zum Centrum fortschreitenden Veränderung. Wir sehen jedoch im Gegenteile alle Anzeichen einer Verschmelzung der ursprünglich paarig angelegten Taster, wenn wir die oben angeführten Fälle vergleichen. Die ursprünglich in der Zweizahl vorhandenen Taster, deren jeder seinen Nerv hat, verschmelzen, welche Verschmelzung durch das Stadium der Rotatorien mit einem halbgeteilten Taster und mit zwei zu ihm hinziehenden Nervenfasern dargestellt wird. Geht die Verschmelzung weiter, dann wird die Stufe erreicht, auf welcher jene Rotatorien stehen, die einen unpaaren normal geformten dorsalen Taster und noch die zwei dahinlaufenden Nerven besitzen. Die letzte und höchste Stufe wäre die, auf welcher die Rädertiere nur mehr einen Taster und einen Nerv zeigen.« Einen schlagenden Beweis für die Richtigkeit dieser Meinung bietet die Gattung *Apsilus*, wo man drei Paare von Nerven, welche am Gehirn deutlich getrennt sind, am Taster aber verschmolzen, findet.

Auf der Rüsselbasis finden wir bei *Callidina* und *Discopus* auf jeder

Seite ein Ganglion, zu welchem ein seitlich aus dem Gehirn entspringender Nerv hinzieht (*Callidina symbiotica* Fig. 37 n_1, *Discopus* Fig. 25 n_1). Dieser Nerv entspricht dem Nerven *ns* bei *Conochiloides*, von dessen Endigung schon einigemal die Rede war. Bei *Discopus* entspringt aus dem Gehirn noch ein Nervenpaar, das sich nach hinten zieht, und diesen muß man mit dem ähnlichen Nerven bei *Floscularia*, *Stephanoceros* und *Atrochus*, der an die Cuticula hinzieht, vergleichen; er soll bei den zwei ersteren unpaarig sein, wie MONTGOMERY (l. c.) angibt.

Wir kommen jetzt zu den für die Innervation der Körperorgane wichtigsten Nerven. Seitlich aus Gehirn und zwar mehr aus seiner ventralen Partie entspringt ein mit unsern *nlv* übereinstimmendes Nervenpaar; jeder Nerv teilt sich bald in zwei Äste, welche ZELINKA (I. S. 472—473) als Nervus ventralis und lateralis bezeichnet hatte. Nervus ventralis ist bei *Callidina* viel dicker als Nervus lateralis und besitzt in seinem Verlaufe bei *Callidina symbiotica* fünf Ganglienzellen. Bei *Discopus* zieht er sich zuerst zu einem zweizelligen Ganglion hin (ZELINKA II. Fig. 23 *hg*), dann teilt er sich in zwei Fasern, die die Leibeshöhlenmuskeln innervieren. Der zweite Nerv — Nervus lateralis — gibt Zweige an die Quermuskeln ab, und diese endigen mit einem Ganglion; einzelne Ganglien stehen dann durch Ausläufer in Verbindung. Die Ganglienzellen auf den Abzweigungsstellen hat ZELINKA nicht beobachtet. Dieser Nerv, der auch das Excretionssystem innerviert, endigt endlich mit einem zwischen den Fußdrüsen gelegenen Ganglion. PLATE[1] gibt aber an, daß der Nerv, welchen ZELINKA (III. S. 15) entschieden für Nervus lateralis erklärt, auf den Abzweigungsstellen der seitlichen Äste Verdickungen mit Kernen enthält, was gänzlich den Verhältnissen bei *Conochiloides* entspricht. Es ist nun zu entscheiden, ob man diese Nerven mit jenen bei *Conochiloides* vergleichen kann. Hier und bei der Mehrzahl der Rädertiere innerviert der Nerv, welchen ich als Nervus ventralis bezeichnet habe, die Ventraltentakel. ZELINKA sagt über ihn in seiner ersten Arbeit (S. 475): »Die Bestimmung und der eigentümliche Verlauf dieser nach hinten gehenden Tasternerven zeigen uns, daß sie weder mit dem Nervus lateralis noch ventralis der *Callidina* homolog sind — —.« Erwägen wir die Sache näher. Bei *Callidina* und *Discopus* entsteht Nervus ventralis durch Zweigung eines einheitlichen Nerven und ist bei *Callidina* viel dicker als Nervus lateralis. Damit finden wir eine gänzliche Übereinstimmung mit *Conochiloides.* Auch hier entsteht Nervus ventralis durch Zweigung eines einheitlichen aus dem Gehirn entspringenden Nerven und ist wie bei *Callidina* dicker als Nervus lateralis. Wir müssen noch weiter ins Auge fassen, daß bei *Callidina* und *Discopus* die Ventraltentakel gänzlich fehlen, so daß es möglich ist, daß dieser Nerv auf eine andre Weise seinen Verlauf modifiziert hat; daß er auch da eine Sinnesfunktion hat, können wir aus den auf seinem Verlaufe interpolierten Ganglienzellen, die eng unter der Cuticula liegen oder mit derselben mittels Ausläufer zusammenhängen, schließen; weiter auch aus den sich an die Hypodermis abzweigenden Nervenästen. Erwägen wir weiter, daß man den zweiten Nerven, der sich von dem einheitlichen Gehirnnerven abzweigt, unzweifelhaft für Nervus lateralis halten muß, so müssen wir jene Homologie anerkennen. Daß sich dieser Nervus ventralis bei den Bdelloiden auf eine andre Weise modifiziert hat, dessen Ursache müssen wir in der Abwesenheit der Ventraltentakel erblicken.

---

[1] L. PLATE, Über die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens usw. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1889. S. 1—42.

Es erübrigt nur zu zeigen, daß wir den zweiten Nerv für homolog mit Nervus lateralis bei *Discopus* und *Phillodina* halten müssen. Dies zeigt schon sein Ursprung aus dem gemeinsamen Nervenstamme; mit dem der Gattung *Callidina* stimmt er auch darin überein, daß er dünner als Nervus ventralis ist. Wie bei *Discopus* und *Callidina*, so auch bei *Conochiloides* innerviert er die Hautmuskeln, denen er mit gleichen charakteristischen Ganglienzellen ansitzt. Er innerviert bei allen diesen drei Gattungen das Excretionssystem, und mit *Discopus* übereinstimmend, endigt er auch mit einem an den Fußdrüsen gelegenen Ganglion.

Mit Rücksicht auf die Gattungen *Callidina* und *Discopus* finden wir auch einige Unterschiede in der Ausbildung dieses Nerven bei *Conochiloides.* So finden wir in seinem Verlaufe interpolierte Ganglienzellen, welche ZELINKA bei den zwei erwähnten Gattungen nicht gefunden hat; PLATE aber erwähnt sie bei *Callidina magna*, was gut mit *Conochiloides* übereinstimmt. Dann geschieht bei *Conochiloides* aus diesen Nerven auch die Innervation der Leibeshöhlenmuskeln, welche bei *Discopus* vom Nervus ventralis geschieht, dies aber ist leicht erklärlich, weil Nervus ventralis bei *Conochilus* die Ventraltentakel besorgt.

Es läßt sich erwarten, daß die Anordnung des Nervensystems bei den übrigen Rädertieren der Gattung *Conochiloides* entspricht, da, wenn wir von der Familie *Bdelloida* abstrahieren, die Ventraltentakel allgemein entwickelt sind. Daß diese eine scharf getrennte Gruppe vorstellen, läßt auch die Anordnung der Geschlechtsorgane erkennen.

Der Vergleich des Nervensystems führt also zu folgendem Schlusse.

1) Das Nervensystem ist aus dem centralen und peripheren System zusammengesetzt.

2) Für die Mehrzahl muß man zwei Nervencentra annehmen: das Gehirnganglion und das sog. Ganglion suboesophageale.

3) Der Dorsaltentakel ist mit Ausnahme der Gattung *Conochilus* allgemein entwickelt und ist entweder paarig oder (häufiger) unpaar.

4) Die zum Dorsaltentakel führenden Nerven entspringen direkt aus dem Gehirn und sind meistens paarig, seltener fließen sie in einen einzigen Nerv zusammen.

5) Auf der Basis des Dorsaltentakels finden wir ein zwei- oder mehrzelliges Ganglion, aus welchem sich ein oder zwei Nerven zum Rüssel oder zum Räderorgan hinziehen.

6) Das periphere Nervensystem ist auf der Ventralseite konzentriert und ist hauptsächlich durch zwei Nerven: Nervus lateralis und ventralis gebildet; von diesen versorgt Nervus ventralis bei der Mehrzahl die Ventraltentakel. Beide stammen von einem gemeinsamen Nerven ab.

7) Die Ventraltentakel fehlen sicher nur bei der Ordnung *Bdelloida*.

8) Das Excretionssystem ist von dem Nervus lateralis innerviert.

9) Dort, wo die Fußdrüsen entwickelt sind, finden wir in ihrer Nähe ein Ganglion, in welches Nervus lateralis übergeht.

10) Die Endigung der Nerven auf den Hautmuskeln geschieht durch Ganglienzellen, die dem Muskel direkt anliegen; bei den Leibeshöhlenmuskeln tritt der Nerv direkt in das Muskelkörperchen ein.

Räderorgan und Verdauungskanal.

Das Räderorgan (Fig. 10) liegt fast horizontal; Trochus (*tr*) und Cingulum (*cg*) gehen auf der Ventralseite ineinander; hier ist das Organ auch durch einen weiten Zwischenraum (ventral gap Hudsons) unterbrochen. Cingulum läuft von dem Zwischenraume zuerst in gleichem Niveau mit Trochus, dort aber, wo die Augen liegen, biegt es zu der Ventralseite zurück und hebt sich über das Niveau des Trochus empor; es bildet einen dreieckigen Raum, in welchem die Mundöffnung (*u*) liegt. Dadurch, daß das Cingulum erhoben ist, entsteht auf dem Vorderende des Körpers ein kegelförmiges Gebilde. Zwischen dem Trochus und dem Cingulum zieht sich eine Rinne (*br*) hin, welche am Übergange beider Cilienkränze sehr eng ist, sich aber gegen die Dorsalseite allmählich erweitert. Die Wimpern des Trochus sind viel länger als jene des Cingulum. Auch jene Rinne ist mit kurzen Cilien versehen; die in dieselbe gelangenden Nahrungspartikel werden durch den von Cilien verursachten Wirbel zur Mundöffnung gefördert. Die Zellen des Räderorganepithels sind groß und mit deutlichen Kernen versehen. Über dem Gehirn ist zwischen den Epithelzellen noch eine Zelle eingeschoben, die die Wand der Mundhöhle bildet. Die Innervation des Räderorgans geschieht durch die sich vom Dorsaltaster hinziehenden Nerven, und vielleicht auch aus dem Ganglion des Nerven *ns*.

Die Mundöffnung (Fig. 10 *u*) ist lang eiförmig und geht in eine geräumige Mundhöhle (Fig. 11 *du*) über; diese ist auf dem Querschnitte annähernd dreieckig und auf ihrer ganzen Oberfläche mit langen Wimpern ausgekleidet. Die Mundöffnung verengt sich in die Pharyngealröhre (Fig. 11, 12 *rp*), die ventral liegt. Diese ist an der Stelle, wo sie in die Mundhöhle übergeht, auf ihrer ganzen Oberfläche bewimpert, über dem Pharynx ist aber die Bewimperung nur auf elastische Vorsprünge (lips Hudson) (Fig. 11—13 *l*) und die ventrale Rinne beschränkt. Eng vor der Einmündung der Pharyngealröhre in den Pharynx finden wir auf der Ventralseite röhrenförmige Ausführungsgänge der seitlich am Pharynx gelegenen Drüsen (Fig. 12 *vz*)

Der Pharynx (Fig. 11, 14 *ph*) ist äußerlich dreilappig und pflegt während des Lebens gelblich oder orangegelb gefärbt zu sein. Seine Wände sind dick, die Vorsprünge reichen ziemlich tief in den Pharynx; außer an diesen befindlichen Wimpern findet man solche auch auf der Dorsalfläche des Pharynx und zwar am Anfang auf einer ziemlich breiten Fläche (Fig. 14); näher zum Oesophagus sind die Wimpern spärlicher und endlich nur auf einen Zapfen beschränkt (Fig. 13 *z*).

Die im Pharynx befindlichen Kiefer sind Trophi malleoramati (Fig. 17). Sie liegen schräg und zwar so, daß das Fulcrum (*fl*) ventral im Vorderteile des Pharynx unter der Pharyngealröhre liegt, das Ende der Rami (*r*) dorsal über dem Oesophagus. Manubria (*m*) liegen in den Seitenlappen des Pharynx. Die Länge der Rami beträgt 0,0308 mm. Die Leisten der Unci (*u*) sind fast parallel, die vorderen reichen mit ihren inneren Enden über die Rami und bilden sog. Zähne, deren man fünf in jedem Kiefer findet.

Die auf der Dorsalseite gelegenen Muskelfibrillen verlaufen quer zu der Längsachse des Pharynx (Fig. 13 *mf*) und befestigen sich auf Manubrien; in einer besonders dicken Schicht sind sie auf dem vorderen Ende des Pharynx entwickelt. Diese Fibrillen besorgen das Schließen der Kiefer; das Öffnen derselben besorgen ventral gelegene Fibrillen, welche sich von dem proximalen Ende der Manubrien zum Fulcrum hinziehen.

Seitlich am Pharynx und zwar vorn finden wir auf der Ventralseite zwei blasenförmige Gebilde, welche unter dem Namen der Speicheldrüsen (salivary glands Hudson, salivary receptacles Vallentin) bekannt sind. Ihre äußeren Wände sind ziemlich dick; das Plasma liegt nur an den Wänden und enthält spärliche Kerne. Die Wände der Zellen sind nicht sichtbar, so daß wir annehmen können, daß es sich um ein syncytiales Gebilde handelt, was auch für die Magendrüsen gültig ist. Die an den Pharynx sich anschließenden Wände sind sehr dünn und eigentlich nur durch eine dünne Membran von der Pharyngealhöhle getrennt. Die Drüsen enthalten eine klare, im Leben gelb gefärbte Flüssigkeit. Ihren Ausführgang in den Pharynx habe ich nicht beobachtet; soweit ich an den Schnitten ersehen konnte, scheint es, daß sie in die Pharyngealröhre durch jene oben beschriebenen Ausführgänge einmünden; aber auch der osmotische Austausch durch jene trennende Membran ist möglich. Außerdem finden wir auch einzellige Drüsen auf der Dorsalseite des Pharynx.

Auf den Pharynx folgt der Oesophagus. Er beginnt auf dem distalen dorsalen Ende des Pharynx und zieht sich schräg dem unteren Rande des Pharynx entlang (Fig. 11 *oe*). Er bildet eine enge dünnwandige Röhre, die mit kurzen Wimpern ausgekleidet ist.

Der Oesophagus mündet in einen geräumigen Magendarm und zwar etwa in der Mitte seines Vorderendes. Dieser ist sackförmig und, von der Fläche gesehen, annähernd eiförmig. Auf seinem distalen Ende ist er stark dorsoventral verengt, und erscheint also auf den sagittalen Schnitten als ein mit der Spitze nach unten gerichtetes Dreieck (Fig. 11). Die Wände des Magendarmes sind von großen Zellen gebildet, ihr Plasma ist schwammartig und enthält zahlreiche Vacuolen. Die Kerne sind groß und mehr der äußeren Wand genähert. Die Darmhöhle ist geräumig und mit langen Cilien, welche auf den Innenwänden der Zellen entspringen, ausgekleidet. In der proximalen Partie des Magendarmes sind diese Cilien viel länger als jene in der distalen.

Auf dem Vorderende des Darmes finden wir seitlich zwei

Magendrüsen (*gg*). Das sind kompakte, ei- oder kugelförmige Gebilde, welche den Darmwänden dicht anliegen. Ihr Plasma ist reichlich und enthält eine geringe Zahl von intensiv sich färbenden Kernen mit deutlichem Nucleolus. Sie münden in die Darmhöhle durch ziemlich weite Öffnungen zwischen zwei Magendarmzellen (Fig. 16 *ag*). Auf seinem Übergange in das Intestinum ist der Darm stark dorsoventral verengt. Das Intestinum (Fig. 11 *i*) ist länglich eiförmig und ist gegen das Vorderende des Körpers gebogen. Seine Wände sind dünner als die des Magendarmes, die Zellen kleiner. Sein Lumen ist wieder mit reichlichen Wimpern ausgekleidet, diese sind aber viel kürzer als jene im Magendarm.

Der letzte Teil des Verdauungskanals ist das Rectum (Fig. 11 *r*); es ist das eine kurze, enge und dünnwandige Röhre, welche mit sehr kurzen Wimpern ausgekleidet ist. Ich will diesen Teil nicht als Kloake bezeichnen, weil hier nur das Excretionssystem einmündet, während die Mündung des Oviducts sich auf einer ganz andern Stelle befindet, wie ich später zeigen werde.

Die Afteröffnung (*a*) liegt auf einem kleinen, durch die Falte der Haut gebildeten Vorsprunge und erreicht bei dem ausgestülpten Tiere nie die Höhe der Kiefer.

Die Anordnung des Räderapparates zeigt verschiedene Modifikationen, so daß es zu weit führen möchte, wenn wir den Vergleich bei allen Gruppen durchführen wollten. Es genügt, nur einige besonders interessante Momente anzuführen. Von diesen nimmt den ersten Platz das gänzliche Fehlen des Räderapparates im erwachsenen Zustande, wie es bei *Apsilus*, *Acyclus* und *Atrochus* vorkommt; für diese drei früher zu der Familie Flosculariidae gezählten Gattungen schlägt WIERZEJSKI mit Recht eine neue Familie Atrochidae vor. Eine ziemlich bedeutende Abweichung von dem allgemeinen Plane des Räderapparates zeigt auch die Familie Flosculariidae, es ist aber nötig, früher einige Bemerkungen über den Verlauf des Verdauungskanals bei dieser Familie vorauszuschicken, weil uns da einige Abweichungen von der von ZELINKA vorgeschlagenen Benennung (I. S. 469) der einzelnen Teile des Verdauungskanals begegnen. Hier finden wir auf der Krone ein geräumiges Infundibulum, welches durch ein schräges, die hufeisenförmig angeordneten Wimpern tragendes Diaphragna vom Vestibulum getrennt ist. Aus diesem führt eine enge Röhre, die man als ösophageal bezeichnet, in den Proventriculus, auf dessen Grunde der Kieferapparat (mastax) liegt.

Die Mundhöhle resp. der Mundtrichter ist vom Pharynx (mastax) durch die Scheidewand oder Pharyngealröhre getrennt. Bei Flosculariidae finden wir jene Trennung auf dem Grunde des Vestibulum, von welchem jene Röhre in den Proventriculus herabhängt. Weil wir nach ZELINKA diese Röhre zum Pharynx zählen, so geht aus dem Vergleich sofort hervor, daß jene Abteilung des Verdauungskanals, welche hinter dem Vestibulum folgt, zum Pharynx zu zählen ist: also jene Röhre und Proventriculus. Dann muß man jene Röhre als Pharyngealröhre bezeichnen und der Proventriculus ist dann nichts andres, als der vergrößerte Raum über den Kiefern, welchen wir schon bei *Discopus* und *Conochiloides* finden. Für diese Erklärung spricht auch die Gattung *Atrochus*, und der Vergleich dieser Röhre mit den elastischen Vorsprüngen, durch welche die Pharyngealröhre bei *Conochiloides* verengt ist. Bei Flosculariidae ist die ganze Röhre elastisch und bei *Apsilus* finden wir eine wirkliche Pharyngealröhre, auf welche erst jene elastische Röhre folgt; diese wäre demnach nur eine Modifikation der elastischen Vorsprünge der Melicertidae.

Die Krone ist bei den Flosculariidae lappenförmig; die Lappen tragen lange Cilien, die man allgemein für die Wimpern des Trochus annimmt; neben diesen Cilien finden wir noch kurze, rasch sich bewegende Wimpern auf jenem Diaphragma, die in Form eines Hufeisens angeordnet sind. Dieses Hufeisen homologisieren HUDSON und GOSSE mit dem Cingulum der übrigen Rädertiere, was aber MONTGOMERY (l. c. S. 391) nicht annimmt; er sagt: »All these cilia are preoral; they constitute, therefore, a trochus (es handelt sich um die Cilien auf den Lappen) and there is no postoral row (cingulum) on the external surface of the body behind the mouth. In fact, no postoral ciliary ring occurs, for the diaphragm of *Stephanoceros* and *Floscularia*, which bears a row of cilia, and on that account was homologized by HUDSON and GOSSE with the cingulum of other Rotatoria, belongs to the intestinal tract and not to the coronal margin at all.«

Doch scheint mir, daß gewisse Umstände zugunsten der HUDSON-GOSSEschen Erklärung zeugen. Es ist zuerst das Vorkommen von zwei Cilienkreisen auf dem Kronenrande (*Floscularia pelagica* Rouss.), von welchen zwar MONTGOMERY sagt: »all these cilia are preoral«; sie gehören also dem Trochus an.

Ich stelle mir die Sache so vor: Ein Übergangsstadium zu den Flosculariidae finden wir bei der Unterfamilie, die ich als Conochiloidinae bezeichnet habe (Gattungen: *Conochiloides*, *Conochilus*). Hier befindet sich die Mundöffnung schon auf der Krone; bei den Flosculariidae hat sich die Mundöffnung mit einem Teil des Cingulum eingestülpt. Jener und zwar der in gleicher Höhe mit dem Trochus laufende Teil des Cingulum ist auf dem Kronenrand geblieben. Die Wimpern des Trochus sind infolge des sessilen Lebens verschwunden und kommen wieder nur dort vor, wo *Floscularia* frei schwimmt. Für die Möglichkeit dieser Erklärung zeugt auch, daß jenes Hufeisen der Wimpern auf dem Diaphragma ventral kontinuierlich ist, wie man es auch bei den Conochiloidinae findet. Die Dorsalseite, wo jene Trennung geschah, blieb offen; dafür zeugt auch die Wand des Infundibulum, die solche Beschaffenheit zeigt, wie die Hypodermis des übrigen Körpers, was auch mit der Kronenoberfläche des *Conochiloides* übereinstimmt. Aus diesem folgt also, daß jenes Hufeisen von Wimpern auf dem Diaphragma nur ein Teil der Wimpern des Cingulum ist (nicht das ganze Cingulum, wie HUDSON und GOSSE erklären) und jene Wimpern auf den Lappen, die man für Trochuswimpern erklärt, eigentlich dem Cingulum gehören und der Trochus nur dort vorkommt, wo das Tier schwimmt. Übrigens muß man noch die Beobachtungen über die Vorgänge, welche sich bei dem Übergang aus dem freischwimmenden Larvalstadium in das sessile abspielen, erwarten. Die eigentliche Mundhöhle stellt bei *Floscularia* und *Stephanoceros* das Vestibulum vor.

Die bekanntesten Drüsen, die sich zum vorderen Teile des Verdauungskanals gesellen, sind die ventral am Pharynx gelegenen Speicheldrüsen; sie sind sehr verbreitet und von gleicher Gestalt. Sie sind blasenförmig, von verhältnismäßig dünnen Wänden, innen mit heller, oft rötlich oder gelblich gefärbter Flüssigkeit erfüllt. Bei *Discopus* münden sie nach ZELINKA in den Pharynx, während dies bei unsrer Art wahrscheinlich in die Pharyngealröhre geschieht. Bei *Callidina* findet man noch große dorsale Drüsen hinter dem Pharynx, welche bei *Conochiloides* nur durch einfache, einzellige Drüsen vertreten sind.

Hinter dem Pharynx folgt der geräumigste Teil des Verdauungskanals — der Magendarm. Er sitzt dem Pharynx entweder direkt an, oder kommuniziert mit ihm mittels des Oesophagus, der nur selten fehlt (Flosculariidae, Atrochidae). Der Oesophagus entbehrt nur ausnahmsweise der Wimpern (*Discopus*); PLATE (l. c. S. 97) führt das Fehlen von Wimpern auch bei *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Scaridium longicaudatum* und *Metopidia lepadella* an, was ich aber für *Asplanchna* als irrig bezeichnen muß. Die Magendarmzellen sind gewöhnlich groß und auf ihrer Innenfläche mit Wimpern versehen; nur bei den

Bdelloiden bilden sie ein Syncytium. Das Lumen des Magendarmes ist hier eng und nicht mit Wimpern ausgekleidet.

In den Magendarm mündet auf jeder Seite eine Drüse, die in der Form bei einzelnen Arten sehr variiert; gewöhnlich mündet sie in den vorderen Teil des Magens, manchmal auch (*Apsilus*) nahe dem Intestinum. Bei *Atrochus* führt WIERZEJSKI keine Drüsen an, erwähnt aber ein syncytiales Gebilde, welches in Form eines Ringes den Magen umgibt und sich an das Intestinum legt. WIERZEJSKI kennt seine Funktion nicht, es scheint aber, daß es nur eine mit ihrer Mündung nach hinten verschobene Magendrüse ist, worauf ihre Zusammensetzung zu zeigen scheint, sowie auch, daß es hier keine andern Drüsen gibt, obzwar diese eine so regelmäßige Erscheinung sind.

Nur ausnahmsweise endigt der Darmkanal schon mit dem Magendarm, so z. B. bei *Asplanchna*. In der Regel folgt hinter diesem noch eine, durch dünne Wände ausgezeichnete Abteilung — der Blasendarm (Intestinum). Bei einigen Arten (*Discopus*, *Callidina*) befindet sich zwischen dem Magen- und Blasendarm ein Sphincter, sonst ist die Trennung nur durch eine Einschnürung angedeutet. Das Intestinum verläuft entweder direkt nach unten, oder ist gegen das Vorderende gebogen (Melicertidae).

Der Enddarm ist gewöhnlich in die Kloake umgewandelt und ist immer sehr eng; er ist entweder bewimpert (*Conochiloides*) oder wimperlos (*Callidina symbiotica*). Bei *Conochiloides* kann man den Enddarm nicht als Kloake bezeichnen, da die Ausführgänge der Geschlechtsorgane und des Excretionssystems getrennt einmünden: jene in den entodermalen Blasendarm, diese in den ectodermalen Enddarm. Höchstens läßt sich dieser Teil als Pseudokloake bezeichnen. Diese allgemein für Melicertidae geltenden Verhältnisse sind durch die Biegung des Darmkanals bedingt.

Eine Muskelschicht auf dem Magendarm, welche O. SCHMIDT[1] allgemein annimmt, war bisher nur bei *Apsilus vorax* von GAST angeführt. Bei den übrigen Rädertieren ist schon das lebhafte Strudeln zur Bewegung der Nahrung hinreichend.

Geschechtsorgane.

Der Eierstock (Fig. 2, 3 *v*) ist unpaar, groß und nimmt den Raum zwischen dem Magendarm und der Leibeswand gänzlich ein.

---

[1] O. SCHMIDT, Versuch einer Darstellung der Organisation der Räderthiere. Arch. für Naturgesch. I. S. 70. 1846.

Von der Fläche gesehen ist er eiförmig, von der Seite walzenförmig. Auf dem Querschnitte zeigt er einen etwa nierenförmigen Umriß (Fig. 16). Der ganze Eierstock ist in eine feine Membran eingeschlossen, welche auf dem distalen Ende in einen kurzen Eileiter (Fig. 5, 11 *ovd*) übergeht. An die Körperwand ist er mittels eines Bindegewebsfadens befestigt, welcher sich über den Ventraltentakeln von seiner Oberfläche zur Körperwand zieht und nur an besonders günstigen Exemplaren sichtbar ist (Fig. 21 *lo*). Die nur sehr schwer sichtbaren Kerne der Membran sind klein. Wenn sich das Ei entwickelt, so vergrößert sich der Eileiter bedeutend und bildet den Uterus; seine Kontraktionen sind durch drei kleine Muskeln, welche sich von den Uteruswänden an den Darmkanal ziehen, ermöglicht (Fig. 5 *ao 1—3*). Die Mündung des Eileiters befindet sich auf der Stelle, wo der Magen in den Blasendarm übergeht (Fig. 5, 11). Da hier das Lumen des Darmkanals sehr eng ist, besorgt die Dilatation dieses Teiles ein Paar von Muskeln (Fig. 21 *di*), welche sich von da an die Körperwand ziehen.

Den größten Teil des Eierstocks bildet der Dotterstock (Fig. 11, 16 *tz*). Sein Protoplasma ist reichlich und enthält zahlreiche große Kerne (14 und mehr), die mit einem lappigen Nucleolus versehen sind (Fig. 14 *nls*).

Der Keimstock ist klein und liegt, von der Ventralseite gesehen, in der linken hinteren Partie des Dotterstockes. Seine Kerne sind sehr klein und färben sich intensiv; an ihrer Oberfläche finden wir kleine Chromatinkörner (Fig. 18 *tz*).

Die sich entwickelnden Eier gelangen zwischen den Darm und Dotterstock; ihre Entwicklung geschieht im Uterus. Die ausgewachsenen Eier gelangen durch den After nach außen und werden in das Futteral abgelegt; hier erfolgt ihre weitere Entwicklung.

Die Dauereier sind braun gefärbt und in eine hyaline Hülle, welche sich bedeutend abhebt, eingeschlossen. Auf der Oberfläche besitzen sie kielförmige, schräg verlaufende Rippen. Die Länge bei dem von mir gemessenen Exemplare war ohne Hülle 0,119 mm, Breite 0,085 (Fig. 19).

Die Subitaneier sind dunkel, ohne äußere Hülle und ohne Rippen. In der Größe gleichen sie den vorgehenden.

Die Männcheneier sind klein, mehr kugelig. Ihre Größe betrug 0,0585 mm.

Die Geschlechtsorgane sind bei dem größten Teil der Rädertiere unpaar und liegen ventralwärts vom Darmkanal. Nur bei der Ordnung *Bdelloida*, die deshalb auch als besondere Unterklasse abgetrennt wird — *Digononta* —, finden wir paarige, auf den Seiten des Körpers gelegene Geschlechtsorgane. Die Zusammensetzung des Eierstocks aus dem Keim und dem Dotterstocke, welche zuerst PLATE richtig erkannt hat, war bei allen Rädertieren gefunden; und nur WIERZEJSKI konnte sie bei *Atrochus* nicht erkennen, weil er das Tier nicht auf Schnitten studierte. Die Befestigung des Eierstockes im Körper geschieht entweder so, daß der Eierstock direkt dem Magendarm anliegt, wie bei *Discopus*, oder so, daß die Membran in einen oder zwei Ausläufer übergeht, welche sich entweder an die Körperwand (*Callidina*, *Conochiloides*) oder an dem Darmkanal befestigen (*Atrochus*). In allen Fällen ist der Eierstock in eine kernhaltige Membran eingeschlossen, welche an dem distalen Ende in den Eileiter, der häufig als Uterus fungiert, übergeht. Der Eileiter mündet in der Regel in den Enddarm nahe der Einmündung des Excretionssystems. Bei *Callidina symbiotica* und *Discopus synaptae* hat ZELINKA die Mündung des Eileiters nicht gefunden und führt nur einen nach hinten ziehenden Eileiter an. Diese Angabe hat PLATE dazu geführt, daß er den Eileiter bei *Callidina* als Bindegewebsfaden erklärt hat. Die Unrichtigkeit dieser Ansicht hat ZELINKA über allen Zweifel in seiner dritten ausführlichen Arbeit (l. c. S. 28) nachgewiesen, indem er die Mündung des Oviducts in den Enddarm bei *Callidina magna* gefunden hat.

MASIUS (l. c. S. 23) erwähnt auch den Eileiter bei *Lacinularia* und schildert ihn als »large canal membraneux d'ordinaire complètement revenu sur lui-même et, pour ce motif, peu visible«. Die Einmündung hat er nicht gefunden. Wie ich mich überzeugt habe, weicht diese von der bei allen Rädertieren ab und erfolgt hier und in der ganzen Familie der Melicertidae in das Intestinum nahe am hinteren Ende des Magendarmes.

Eine typische Achtzahl der Kerne im Dotterstock, welche TESSIN[1] bei zahlreichen Rädertieren nachgewiesen hat, scheint nicht allgemein erhalten zu sein. Bei *Rotifer* und *Discopus* finden wir zwar in jedem Eierstocke je vier Kerne, also acht Kerne zusammen, bei *Callidina* ist aber diese Zahl schon größer. Bei den festsitzenden Formen variiert diese Zahl bedeutend, aber stets findet man mehr als acht Kerne; so finden wir bei *Atrochus* bis neun Kerne (Wierzejski), bei *Apsilus* 10—14, bei *Stephanoceros* 15, bei *Floscularia* 15 und mehr (Montgomery); bei *Lacinularia* führt Masius zehn Kerne an; bei *Conochiloides* sind in der Regel mehr als 14 Kerne vorhanden. Die Dotterstockzellen sind nur in der Jugend gesondert, erst später resorbieren sich die Scheidewände und bildet sich ein Syncytium. Mit Rücksicht auf dieses müssen wir annehmen, daß Masius' Angabe (S. 23): »Remarquons, accessoirement, que des limites cellulaires sont souvent visibles dans le vitellogène de Lacinularia«, sich auf junge Exemplare bezieht. Die Keimstockkerne sind bei den meisten bekannten Rädertieren sehr klein; die größten finden wir bei *Asplanchna Herricki* (Mrázek[1]). Eine starke Färbbarkeit dieser Kerne ist aber für alle Rädertiere gültig.

---

[1] G. TESSIN, Über die Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. S. 6. 1886.

Excretionsorgan.

Das Excretionssystem (Fig. 21) ist paarig und liegt an den Seiten des Körpers zwischen der Krone und dem Enddarm; es begleitet den Darmkanal. Die Hauptstämme vereinigen sich unter dem Blasendarm (Fig. 22 *ez*) in einen unpaaren Teil, in welchen sich feine protoplasmatische Balken ausbreiten, so daß das Ganze den Eindruck von Kammern macht. Dieser unpaare Teil mündet in den Enddarm ein (Fig. 11 *ve*). Eine regelmäßige Zusammenziehung dieses Teiles habe ich gleich wie Voigt nicht beobachtet. Regelmäßige Kontraktionen und Dilatationen übt aber der Enddarm von der Einmündung dieses Teiles bis zum After (Fig. 22 *r*) aus. Die Dilatationen besorgt ein kurzer Muskel, der sich auf jeder Seite des Enddarmes zur Körperwand zieht und den ich als Dilatator recti bezeichne. Es ist kein Zweifel, daß hier der Enddarm als kontraktile Blase andrer Rädertiere fungiert, worauf bei *Conochilus* schon Hudson und Gosse richtig hingewiesen haben.

Von diesem unpaaren Teile zieht sich nach rechts und links eine Röhre, welche sich nach oben wendet und gegen die Ventralseite gewölbt ist; diese Wölbung erreicht ihren höchsten Punkt an den Magendrüsen, wo sich kurze Fäden des Hauptstammes an die Körperwand befestigen (Fig. 21 li_2, li_3). Von da biegt sich der Hauptstamm wieder auf die Dorsalseite und die Röhre bildet zahlreiche, unter der Krone liegende Windungen (Fig. 21 *we*). Nahe dort, wo sich der Hauptstamm auf die Dorsalseite biegt, finden wir weitere Bindegewebsfäden. Von diesen (Fig. 21 *lgd*) zieht der erste nach unten und inseriert an der Körperwand am dorsalen Längshautmuskel; die zwei übrigen ziehen hinauf; einer (*lg*) befestigt sich an die Körperwand dort, wo der dritte Quermuskel emporgewölbt ist, der zweite zieht schräg hinauf, befestigt sich bald an die Körperwand, von wo er zur ventralen Körperwand zieht und hier unter dem Epithel des Räderorgans endigt (*li*). Ein weiterer Faden (*lw*) zieht sich schräg von dem Geflecht des Hauptstammes zur Ventralseite, ist in seinem Verlauf einigemal verdickt und befestigt sich ähnlich wie der vorangehende. Alle diese Fasern sind sehr zart, hyalin und können leicht mit den Nerven verwechselt werden. Auf der Stelle, wo sie dem Excretionskanale anliegen, sind sie ein wenig erweitert.

---

[1] A. Mrázek, Zur Embryonalentwicklung der Gattung *Asplanchna*. Mit 1 Taf. Sitzungsber. der k. böhm. Ges. Wiss. Mathem.-naturwissensch. Klasse. 1897.

Die Wände des Hauptstammes sind dick, die Kerne liegen in großen Entfernungen voneinander, das Plasma ist grobkörnig. In dem Geflechte fand ich drei Kerne, was den Verhältnissen bei *Apsilus* entspricht. Im Lumen des Hauptstammes finden wir keine Treibwimpern.

Dieser Hauptstamm nun geht in dem Geflecht in eine enge, dünnwandige Röhre, die sog. Capillarröhre (*kr*), über und diese trägt fünf Flimmerlappen; einer von diesen befindet sich in der unmittelbaren Nähe des Gehirns (vtr_1) und erinnert durch seine Lage sehr an den auf dem Queraste bei *Lacinularia* und *Megalotrocha* sitzenden Lappen. Diesen Querast habe ich hier nicht beobachtet. Von diesem Lappen zieht die Röhre dicht unter dem Räderapparat und teilt sich in zwei Äste: der eine geht in früherer Richtung weiter und endigt mit einem Flimmerlappen (vtr_2), der zweite wendet sich nach unten, kreuzt den Hauptstamm und trägt an dieser Stelle zwei Flimmerlappen (vtr_3, vtr_4), zieht dann an dem Hauptstamm bis in die Höhe des unteren Endes der Magendrüse und endigt hier mit dem letzten Flimmerlappen (vtr_5), mündet hier aber nicht in den Hauptstamm, so daß der Übergang dieser Capillarröhre in den Hauptstamm nur im Geflecht unter der Krone stattfindet.

Die Flimmerlappen sind im Querschnitt oval und erscheinen, je nachdem man sie beobachtet, breiter oder schmäler. Ihr freies Ende ist durch eine haubenförmige Zelle geschlossen, welche in kurze Ausläufer übergeht. Im Innern finden wir eine feine, undulierende Membran, die auf dem Basalende ein wenig verdickt, auf dem distalen frei ist.

Die Zahl der Kerne in den Wänden der Capillarröhre ist gering, sie sind sehr klein und befinden sich gewöhnlich dort, wo sich der Nebenast zu dem Flimmerlappen abzweigt.

Allen älteren Forschern war nur der Hauptstamm des Excretionssystems bekannt und in diesen sollten die Flimmerlappen direkt einmünden: also wie viel Flimmerlappen, so viel auch Mündungsstellen in den Hauptstamm. Nur bei einigen Arten war die wirkliche Zusammensetzung des Excretionsapparates richtig wahrgenommen. So hat z. B. den Excretionsapparat VEJDOVSKÝ[1] bei *Drilophaga* richtig abgebildet, PLATE bei *Asplanchnopus*, HUDSON und ROUSSELET bei *Asplanchna*, und neuerdings MONTGOMERY bei *Apsilus, Stephanoceros* und *Floscularia*. Ich selbst habe auf die Zusammensetzung des Excretionsapparates bei *Melicerta*, *Limnias*, *Lacinularia* und *Megalotrocha* hingewiesen (l. c.). Wie aus allen diesen Arbeiten ersichtlich, mündet nicht jeder Flimmerlappen getrennt und direkt in den Hauptstamm, sondern die Flimmerlappen sind durch eine sehr enge Röhre, sog. Capillarröhre, verbunden, und diese geht auf einer oder zwei Stellen in den Hauptstamm über; diesen können wir auch als Ausführungsröhre bezeichnen. Eine Einmündung befindet sich stets im Geflecht unter der Krone. Diese Anordnung ist für alle Rädertiere gültig, denn alle Arten, welche ich beobachtet habe, ließen die hier angeführten Verhältnisse erkennen (*Asplanchna*, *Callidina*, *Rotifer*, *Pterodina*, *Pompholyx*, *Brachionus*, *Hydatina* u. a.); nie habe ich eine selbständige Einmündung der einzelnen Flimmerlappen beobachtet.

Die bei *Conochiloides* beschriebenen Verhältnisse stimmen mit den Gattungen *Apsilus*, *Stephanoceros* und *Floscularia* gänzlich überein, was auf eine enge Verwandtschaft zeigt. Bei allen geschieht der Übergang in den Hauptstamm nur im Geflecht desselben; einige geringe Unterschiede zeigen sich in der Zahl der Flimmerlappen, bei *Apsilus* und *Stephanoceros* auch darin, daß die Capillarröhre der rechten und linken Seite durch einen Querast verbunden ist. Bei den *Eumelicertinae* finden wir zwei Übergänge: einen unter der Krone und den zweiten vor der Vereinigung der beiden Hauptstämme. Bei *Megalotrocha* finden wir deutliche Bindegewebszellen, welche die

---

[1] F. VEJDOVSKÝ, Über *Drilophaga bucephalus* n. g. n. sp., ein parasitisches Räderthier. Sitzungsber. der k. böhm. Akad. der Wissensch. 1882. 1 Taf. S. 394/395. Fig. 7.

Capillarröhre an den Hauptstamm befestigen. Bei *Lacinularia* und *Megalotrocha* finden wir noch einen beide Capillarröhren verbindenden Querast, welcher neben den oben angeführten Arten noch bei *Atrochus* und *Hydatina* bekannt ist. Bei *Lacinularia* und *Megalotrocha* finden sich in dem Lumen der Hauptstämme Treibwimpern, was an ähnliche Verhältnisse bei den Turbellarien erinnert.

Ganz ähnlich wie bei *Conochiloides* findet man die Einmündung des Excretionssystems in den Enddarm auch bei *Callidina magna*, *Callidina russeola*, *Callidina symbiotica*, *Rotifer vulgaris*, *Atrochus tentaculatus,* wie aus den Arbeiten PLATES, ZELINKAS und WIERZEJSKIS ersichtlich ist. In allen diesen Fällen vereinigen sich die Hauptstämme zuerst in einem unpaaren Teil, der erst in den Enddarm einmündet. Daß der Enddarm als kontraktile Blase tätig ist, ist jetzt bei *Rotifer vulgaris*, *Callidina magna*, *Callidina russeola*, *Conochilus volvox* und *Conochiloides* bekannt. Bei *Callidina symbiotica* findet sich ein weiteres Stadium, in dem nur ein gewisser Teil des Enddarmes kontraktil bleibt und eine gesonderte Blase bildet. Dies hat PLATE zu der Ansicht geführt, daß die kontraktile Blase der Philodiniden nur ein umgewandelter Teil der Kloake und nicht ein besonderes, dorsal dem Enddarm anliegendes Organ ist, wie man früher erklärte. ZELINKA, der zuerst an der Richtigkeit dieser Meinung gezweifelt hat, nimmt sie in seiner dritten Arbeit an.

Die Befestigung des Excretionsapparates an die Körperwand durch Bindegewebsfasern gibt ZELINKA bei *Callidina* und *Discopus* an, dann WIERZEJSKI bei *Atrochus*; ein ganzes System von Bindegeweben beschreibt GAST bei *Apsilus.*

Die Frage, ob die Flimmerlappen an den freien Enden geschlossen oder offen sind, scheint jetzt im ersteren Sinne entschieden zu sein. Daß sie durch angehäuftes Protoplasma geschlossen sind, hat zuerst PLATE beobachtet, der sagt, daß darin »ein kleines, wohl als Kern (Nucleolus?) zu deutendes Korn liegt«. Besonders interessant sind die Flimmerlappen, welche ROUSSELET[1] bei *Asplanchna amphora* beschrieben hat. Hier trägt ein jeder Flimmerlappen auf seinem freien Ende zwei, rasch sich bewegende Geißeln, was nach ZELINKA dazu dient, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit in Bewegung gesetzt wird und so neue Partien zu den Flimmerlappen gelangten.

Was jene undulierende Partie im Innern des Flimmerlappens anbelangt, so gibt ZELINKA (l. c. III) bei *Callidina* zahlreiche sich bewegende Wimpern an. Shephard[1] spricht von einer sich bewegenden Membran im Innern und erklärt, daß der Eindruck des Flimmerns dadurch entsteht, daß die Wände des Flimmerlappens längsgestreift sind. Solche Verhältnisse habe ich selbst bei *Lacinularia* und *Megalotrocha* gefunden. Eine andre Darstellung hat Gast von *Apsilus* angegeben, wo man eine durch einige an der Basis kugelig verdickte Wimpern zusammengesetzte Membran findet.

---

[1] CH. ROUSSELET, On the vibratile tags of *Asplanchna amphora*. Journ. Quek. Micr. Club. Vol. IV. Ser. II. p. 241. 1891.

Prag, im April 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Conochiloides natans* (Seligo). (Die ganzen Figuren sind aus freier Hand, die Schnitte mittels Abbeschen Zeichenapparats gezeichnet.)

Tafel XVII.

Fig. 1. Weibchen von der Ventralseite. Vergr. Obj. 3, Oc. IV (Reichert). 140/1.

Fig. 2. Dasselbe; intensiv rot sind die Hautmuskeln, rötlich die Leibeshöhlenmuskeln gezeichnet. Vergr. Obj. 5, Oc. IV. 400/1. *ps*, Hautquermuskeln; *lqm*, schräger Hautmuskel; *cm*, circulärer Hautmuskel; lm_1, p_1, p_2, Längshautmuskeln; lhm_1, lhm_2, Leibeshöhlenmuskeln; *di*, Dilatator intestini; *rt*, Retractor der Ventraltentakel; *rph*, Retractor pharyngis; *m*, Mund; *mdh*, Mundhöhle; *lg*, Ligament; *sg*, Speicheldrüse; *ex*, Hauptstamm des Excretionssystems; *gg*, Magendrüse; *v*, Eierstock; *ov*, sich entwickelndes Ei; *dz*, drüsige Hypodermiszellen; *fg*, Fußdrüse.

Fig. 3. Dasselbe von der Dorsalseite. Bezeichnung der Muskeln und Vergrößerung wie in Fig. 2. Gelb: das Nervensystem. *ps*, Hautquermuskeln; *lhm*, Leibeshöhlenmuskeln; *lqm*, schräger Hautmuskel; *bm*, Leibeshöhlenmuskel; *am*, Dilatator recti; *lm*, Längshautmuskel; *edr*, einzellige Drüsen; *M*, Magendarm; *v*, Eierstock; *ex*, Excretionssystem; *gg*, Magendrüse; *dz*, drüsige Hypodermiszellen; *fg*, Fußdrüse; *lgd*, Ligament; *fl*, Flimmerlappen; *no*, Sehnerv; *ns*, Nerv zu dem Räderapparat; *nlv*, Nerv, der den Ursprung dem Nervus lateralis und ventralis gibt; *nd*, Nerv zu dem Längshautmuskel; *dtn*, Nerv zu dem Dorsaltaster; *gz*, Ganglien des Nervus lateralis.

Fig. 4. Ein Teil des Leibeshöhlenmuskels. Vergr. 400/1. *cs*, kontraktile Substanz; *mb*, Muskelkörperchen.

Fig. 5. Ein Teil des Körpers in der Umgebung des Afters von der Seite. Vergr. 400/1. *li*, Levator intestini; *dr*, Dilatator recti; *i*, Intestinum; *a*, After; *ao1—3*, Contractores oviducti; *ovd*, Oviduct; *dst*, Dotterstock. Andre Bezeichnung wie bei Fig. 3.

---

[1] J. Shephard, On the Structure of the vibratile tags or flame cells in *Rotifera*. With 2 pls. Proc. Royal Soc. Victoria. (N. S.) Vol. II. 1899.

Fig. 6. Rumpf von der Ventralseite; das Nervensystem ist gelb gehalten. Vergr. 400/1. *nv*, Nervus ventralis; *nl*, Nervus lateralis; *I*, erste Zweigungsstelle des Nervus lateralis; *Inl*, Ästchen an dem Leibeshöhlenmuskel lhm_1'; Inl_1, Inl_2, Ästchen zu den Hautmuskeln; *II*, Innervationsstelle des zweiten Leibeshöhlenmuskels; *IInl*, das Ästchen zu dem Excretionsapparat; *III*, zweite Zweigungsstelle; $IIInl_1$, $IIInl_2$, Nervenfasern zu den Leibeshöhlenmuskeln; *IV*, Ästchen zu dem Hautmuskel; *V*, neue Zweigungsstelle; Vnl_1, Innervation des Muskels lhm_2; Vnl_2, Innervation des Muskels lhm_1; *VI*, Innervationsstelle des Muskels lhm_1. Übrigens wie bei Fig. 2.

Fig. 7. Fuß von der rechten Seite. Vergr. 440/1. *VI*, Innervation des Muskels lhm_1; *VII*, Verzweigung der Hauptfaser; $VIIgl_1$, eine dem Muskel lhm_3 anliegende Ganglienzelle, hinter ihr ein kurzes Ästchen zu dem Längshautmuskel; *VIInl*, Nervenfaser zu dem Hautmuskel lm_3; $VIIgl_2$, ein dem Muskel lhm_4 anliegendes Ganglion, vor ihm ein Ästchen zur Hypodermis; *VIIIgl*, Ganglion; *VIIInl*, Nerv zu dem Längshautmuskel; *IXgl*, Ganglienzelle, aus welcher die Ästchen zur Hypodermis entspringen, ähnlich bei *X* und *XI*; *ngl*, Ganglienzellen an der Fußdrüse. Übrigens wie bei Fig. 2 und 3.

Fig. 8. Verzweigung des Nervus lateralis. Obj. 8, Oc. III. Vergr. 600/1. *hs*, Hauptfaser; *ns*, Nebenast.

Fig. 9. Innervation des Hautmuskels. Obj. 8, Oc. IV. Vergr. 880/1. *n*, Nervenfaser; *gz*, Ganglienzelle; *sp*, Längshautmuskel.

Tafel XVIII.

Fig. 10. Krone von der Fläche. Obj. 3, Oc. IV. Vergr. 140/1. *tr*, Trochus; *cg*, Cingulum; *br*, bewimperte Rinne; *u*, Mundöffnung; lhm_1'', Leibeshöhlenmuskel; lm_1, Hautmuskel.

Fig. 11. Sagittaler Schnitt. Obj. 5, Oc. IV. Vergr. 400/1 (Reichert). *cg*, Cingulum; *du*, Mundhöhle; *l*, Lippen (lips); *rp*, Pharyngealröhre; *C*, Gehirn; *Tg*, Nerv zu dem Dorsaltaster; Tf_2, Nervenästchen zu dem Pharynx; Tf_1, Nervenfaser zu dem medianen Ganglion; *mG*, sein Ganglion; *dt*, Dorsaltentakel; *ph*, Pharynx; lhm_1, Leibeshöhlenmuskel; *vt*, Ventraltentakeln; *bn*, Nervus ventralis; *g.sb.oe*, Ganglion suboesophageale; *oe*, Oesophagus; *zz*, Magendrüse; *Md*, Magendarm; *br*, seine Wimpern; *tz*, Dotterstock; *ovd*, Eileiter; *i*, Intestinum; *ex*, vereinigte Excretionskanäle; *ve*, deren Einmündung in den Enddarm; *r*, Enddarm (Rectum); *a*, After; *n*, Nerv; *hp*, Hypodermis; *sv*, Leibeshöhlenmuskeln; *sb*, drüsige Zellen unter der Hypodermis; *zn*, Fußdrüse.

Fig. 12. Querschnitt durch die Krone. Obj. 5, Oc. IV. Vergr. 440/1. *l*, elastische Vorsprünge (lips); *rp*, Pharyngealröhre; *vz*, Ausführungsgang der Drüsen.

Fig. 13. Querschnitt durch den Pharynx. Obj. 8, Oc. III. Vergr. 600/1. *lhm*, Leibeshöhlenmuskeln; *mf*, Muskelfibrillen; *z*, bewimperter Zapfen; *m*, Manubrium; *we*, Geflecht des Hauptstammes des Excretionssystems; *vtr*, Flimmerlappen; *sg*, Speicheldrüse; *l*, elastische Vorsprünge; *tr*, Trochus.

Fig. 14. Querschnitt durch das Gehirnganglion. Vergr. wie bei Fig. 13. *C*, Gehirn; *ps*, Punktsubstanz; *ns*, Kerne der Ganglien; n_1, n_2, Nervenfasern; *ph*, Höhle des Pharynx.

Fig. 15. Querschnitt auf dem Übergang des Oesophagus in den Magendarm. Zeiss: Obj. F, Oc. III. *Md*, Magendarmzellen; *lhm*, Leibeshöhlenmuskeln; *oe*, Oesophagus; *gg*, Magendrüse; *g.sb.oe*, Ganglion suboesophageale; *nv*, Nervus ventralis; *gz*, Ganglienzelle.

Fig. 16. Querschnitt in der Höhe der Magendrüsen. Vergr. wie bei Fig. 13. *Md*, Magendarm; *gg*, Magendrüse; *ag*, ihr Ausführgang in den Magen; *br*, Wimpern, die die Magendarmhöhle auskleiden; *sv*, Muskel; *c*, Cuticula; *ex*, Excretionsröhre; *tz*, Dotterstock; *nl*, Kern; *nls*, Nucleolus; *hp*, Hypodermis.

Fig. 17. Kiefer. Obj. 8, Oc. IV. Vergr. 800/1. *fl*, Fulcrum; *m*, Manubrium; *r*, Ramus; *u*, Unci.

Fig. 18. Querschnitt durch den Eierstock. Zeiss: Immers. I, Oc. IV. *tz*, Keimstock; *tz'*, Dotterstock; *j*, seine Kerne; *v*, ein sich entwickelndes Ei.

Fig. 19. Dauerei. Obj. 5, Oc. III. Vergr. 240/1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Fuß. Obj. 8, Oc. III. Vergr. 600/1. *cu*, Cuticula; *hy*, Hypodermis; *zn*, Drüsenzellen unter der Hypodermis; *sv*, Leibeshöhlenmuskeln; *hlm*, Hautmuskeln; *mb*, Muskelkörperchen.

Fig. 21. Excretionssystem. Obj. 5, Oc. IV. Vergr. 400/1. *kr*, Capillarröhre; *hs*, Hauptstamm; *vtr(1—5)*, Flimmerlappen; *we*, Geflecht des Hauptstammes; *li*, *lw*, *lg*, *lgd*, Bindegewebsfasern; *C*, Gehirn; *dtn*, Nerv zum Dorsaltaster; *Inl*, Nervenast zu dem Muskel lhm_1'; *Inl'*, Nerv an den Eierstock; *nv*, Nervus ventralis; *lo*, Ligament des Eierstocks; *ps*, Quer-, *lm*, Längshautmuskeln; *lhm*, Leibeshöhlenmuskeln; *di*, Dilatator intestini; *rt*, Retractor des Tentakels; *Md*, Magendarm; *a*, After; *gg*, Magendrüse.

Fig. 22. Das Ende des Excretionssystems. Obj. 8, Oc. III. Vergr. 600/1. *hs*, Hauptstamm; *ez*, vereinigte Hauptstämme; *r*, kontraktiles Ende des Enddarmes; *a*, After.

,86

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtzigster Band

Drittes Heft

Mit 9 Tafeln und 48 Figuren im Text

Smithsonian Institution
JAN 22 1906
National Museum.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1906

Ausgegeben den 2. Januar 1906

Inhalt

Seite

D. Tretjakoff, Die vordere Augenhälfte des Frosches. (Mit Taf. XIX bis XXI u. 19 Fig. im Text.) 327

H. Otto und C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*. (Mit Taf. XXII—XXVII u. 29 Fig. im Text.) . 411

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Der Herausgeber
Ernst Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Die durch das Erscheinen der als 82. und 83. Band der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie bezeichneten Ehlers-Festschrift rückständig gewordenen Hefte, nämlich das Schlußheft des 80. Bandes und die 4 Hefte des 81. Bandes werden in etwas kürzeren Zwischenräumen als bisher üblich der Reihe nach einzeln zur Ausgabe gelangen.

Leipzig, im Dezember 1905

Wilhelm Engelmann.

Diesem Heft liegt eine **Ankündigung** der **N. G. Elwertschen Verlagshandlung** in **Marburg i. H.** bei, über **Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie.**

NACH KURZER KRANKHEIT ENTSCHLIEF
IN WÜRZBURG AM 2. NOVEMBER 1905
IM 88. JAHRE SEINES BIS ZULETZT ARBEITSVOLLEN UND ERFOLGREICHEN LEBENS

ALBERT VON KÖLLIKER

DER HOCHVERDIENTE MITBEGRÜNDER
DIESER ZEITSCHRIFT.
IN TRAUER UND DANKBARER VEREHRUNG
BRINGEN DIES ZUR ANZEIGE

HERAUSGEBER UND VERLEGER
DER ZEITSCHRIFT FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

Die vordere Augenhälfte des Frosches.

Von

D. Tretjakoff.

Mit Tafel XIX—XXI und 19 Figuren im Text.

Es fehlt in der Literatur nicht an Beschreibungen des Baues des Froschauges; dennoch weist Gaupp (10) in seiner »Anatomie des Frosches« nirgends so häufig auf die Notwendigkeit neuer Untersuchungen hin, als gerade in dem Kapitel über das Sehorgan dieses Laboratoriumtieres. Auf die Berechtigung der Bemerkung Gaupps weisen bereits die von ihm in der Literaturübersicht angeführten Widersprüche in den Befunden der früheren Autoren. Die Literatur speziell des Tractus uvealis zeichnet sich meiner Meinung nach durch die Armut an technischen Hinweisen aus. Der Durchschnitt durch den Hornhautiriswinkel, welcher in der Arbeit von Angelucci (1) abgebildet und in die neueste Auflage der »Anatomie des Frosches« von Gaupp aufgenommen ist, läßt jedenfalls viel zu wünschen übrig. Der Mangel bestimmter, zuverlässiger, speziell für das Studium des Froschauges angepaßter Methoden, trägt, meiner Meinung nach, die Schuld an der Unzulänglichkeit der Beschreibung der vorderen Augenhälfte.

Auf Grund einer Reihe von Versuchen halte ich folgende Methoden für die zweckentsprechendsten in dem gegebenen Falle.

Sublimat in wässeriger Lösung, 1%ige Chromsäurelösung, das schwache Flemmingsche Gemisch erhalten hinreichend gut die äußere Form des Froschauges. In Berücksichtigung des Vorhandenseins von glatten Muskelfasern darf das Auge nicht sofort nach dem Tode des Tieres in die Fixierungsflüssigkeit übergeführt werden. Die Behandlung mit Alkohol von steigender Konzentration (angefangen von 10%) bedarf besonderer Vorsicht und allmählicher Steigerung. Die in Sublimat fixierten Augen können erst nach der Einwirkung des absoluten Alkohols vor dem Einbetten in Celloidin angeschnitten werden; nach der Fixierung in Chromsäure und in FLEMMINGS Gemisch ist es zweckentsprechend, die Hornhaut vor der Überführung in schwachen Alkohol anzuschneiden, da die Hornhaut sonst etwas nach innen eingedrückt wird.

Für die endgültige Einbettung in Celloidin ist noch ein Einschnitt erforderlich, welcher den Eintritt in den Glaskörperraum ermöglicht. Der gewöhnlich angewandte Einschnitt der seitlichen Fläche des Augapfels ruft beim Frosch fast immer eine Deformation und eine Schrumpfung des entsprechenden Abschnittes des Tractus uvealis hervor. Ich ziehe es vor, besonders zwecks Anfertigung von Serienschnitten, mit Hilfe eines sehr scharfen Rasiermessers ein Segment der hinteren Augenfläche, gewöhnlich die Eintrittsstelle des Sehnerven, zu entfernen. Das Celloidin muß möglichst langsam erhärten, infolgedessen das Verfahren mit Chloroformdämpfen hier das einzig anwendbare ist. Der erforderliche Härtegrad des Celloidins ist im gegebenen Falle ein äußerst wichtiges Moment und wird nur durch die Praxis erkannt. Das ungenügend erhärtete Celloidin zieht sich bei Einwirkung des Alkohols stark zusammen und deformiert das Auge, das zu stark ausgetrocknete Celloidin deformiert an und für sich das Auge.

Die Augen von *Rana esculenta* sind empfindlicher gegen Reactive und verlangen größere Vorsicht bei der Behandlung als die Augen von *Rana fusca.*

Bei einigen Froschexemplaren beider Arten ist die vordere Augenhälfte schwach pigmentiert und dem Mikroskopieren unmittelbar zugänglich. Gewöhnlich stellt jedoch das Pigment ein großes Hindernis dar. Die Chromsäure und das FLEMMINGsche Gemisch schwächen augenscheinlich, dank ihrer oxydierenden Wirkungen, die schwarze Farbe des Pigments beträchtlich ab. Frisch bereitetes Chlorwasser übt auf die Schnitte eine raschere und radikalere Wirkung aus. Eine Lösung von intensivem Chlorgehalt entfärbt Schnitte von 30—40 μ in 24 Stunden, noch schneller bei häufigerem Wechseln des Reactivs. In Sublimat fixierte Präparate färben sich nach der Einwirkung von Chlorwasser bedeutend schwieriger, während diejenigen aus FLEMMINGschem Gemisch, wie es auch zu erwarten war, ein größeres Färbungsvermögen für Hämatoxylin und das Gemisch von VAN GIESON erlangen. Auf die Präparate aus Chromsäure übt das Chlorwasser mit Ausnahme der Entfärbung des Pigments keine andre Wirkung aus — diese Präparate färben sich schlecht in beiden Fällen. Chromsäure schützt jedoch am besten gegen nachträgliche Schrumpfung und stellt somit das zuverlässigste Mittel für die Erhaltung und das Studium der topographischen Verhältnisse dar.

Zur Färbung der Präparate bediente ich mich des Böhmerschen Hämatoxylins, des Eisenhämatoxylins von M. Heidenhain, des Hämatoxylins von Mallory, des Safranins, zur Ergänzungsfärbung hauptsächlich des Gemisches von van Gieson. Für die Färbung der elastischen Elemente erwies sich das Gemisch von Weigert viel anwendbarer als das Orcein.

Die Lösung spezieller Fragen erforderte die Anwendung andrer Methoden, welche an den entsprechenden Stellen der Darstellung erwähnt werden sollen.

Meine Untersuchungen betreffen den Bau des Corpus ciliare, der Iris, des Gewebes, welches den Winkel der vorderen Augenkammer ausfüllt, sowie die Gefäßverteilung des Annulus pericornealis. Als Material dienten mir *Rana fusca* und *Rana esculenta.*

Was die Wahl der Termini betrifft, so sind die auf der Seite der Hornhaut gelegenen Teile als »vorn«, und die auf der Seite des Sehnerven gelegenen als »hintere« bezeichnet. Außerdem kommen zur Verwendung die Ausdrücke »nasal« und »temporal« sowie »dorsal« oder oben und »ventral« oder unten.

Vorderer Teil des Tractus uvealis.

Äußere Ansicht. Topographische Verhältnisse.

Die Anwesenheit von Ciliarfalten im Auge der Anuren erwähnt schon Cuvier (8) in seinen Vorlesungen. Bei einem ausländischen Baumfrosch hat dieser Forscher einige Längsfalten im Ciliarteil der Retina wahrgenommen, welche, nach seinem Vergleich, das Aussehen eines Fadens haben. Weniger deutlich ausgeprägt findet er die Falten auch bei der Kröte (II. Teil, XII. Vorles., S. 384). Hoffmann (16) erwähnt nur die Pars ciliaris retinae und die Processus ciliares des Frosches ohne eine genauere Beschreibung zu geben. Diese gibt Leuckart (21), wobei er sich folgendermaßen ausdrückt: »Der Frosch zeigt auf seinem schmalen Strahlenkörper einen Strang von etwa 70—80 kurzen, halbmondförmigen Erhebungen, die in Form radiärer Falten auf die Innenfläche der Iris übergehen und erst in der Nähe des Pupillarrandes verstreichen.« Die Beschreibung von Leuckart fand eine Bestätigung in dem Buche von Carrière (6), laut welchem der Ciliarkörper der Anuren überhaupt auf seiner Oberfläche radiäre Falten bildet. Die Beschreibung von Leuckart ist in die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie von Wiedersheim und von Gegenbaur aufgenommen worden und wird in dem Buche von Chatin (7) wiederholt. Vogt und Jung geben in ihrem »Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie« (40) gleichfalls den Hinweis auf das Vorhandensein von Ciliarfortsätzen im Froschauge. Vor der Herausgabe der erwähnten Lehrbücher gaben fast in demselben Jahre H. Virchow und A. Angelucci auf Grund eigner Beobachtungen einen positiven Entscheid in der gegebenen Frage (36, 1). Angelucci gibt auch eine entsprechende Zeichnung. Schoebel (32) endlich findet bei der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Froschauges die ersten Spuren des Auftretens der Ciliarfalten entsprechend der Periode der Metamorphose. Schoebel führt einen strengen Unterschied zwischen Ciliarkörper und Ciliarfalten durch und erkennt beim Frosch bloß die letzteren an. Meiner Meinung nach wollte dieser Forscher sagen, daß die Ciliarfalten im Auge des Frosches eine unvollkommene Corona ciliaris bilden. Daß es sich hier um die Corona ciliaris handelt, wird durch den Hinweis auf die ungleiche Entwicklung der Ciliarfalten des Frosches bestätigt. Da, wo dieselben fehlen, muß natürlich vom Corpus ciliare gesprochen werden.

In einer 1901 erschienenen Arbeit leugnet Lauber (18) vollkommen das Vorhandensein von Ciliarfalten beim Frosch. Die eben angeführten Behauptungen des Gegenteils werden von diesem Autor keiner Beachtung gewürdigt. Die negativen Ergebnisse Laubers riefen eine sofortige Erwiderung von seiten H. Virchows (39) hervor, laut welchem die Ciliarfalten sogar bei einer Betrachtung der Froschiris mit unbewaffnetem Auge wahrgenommen werden. Nach der detaillierten Beschreibung der Corona ciliaris, welche wir der »Anatomie des Frosches« von Gaupp verdanken, verliert die Ansicht von Lauber endgültig jegliche Bedeutung.

Es ist natürlich überflüssig die Beschreibung von Gaupp hier in toto anzuführen, ich beschränke mich auf die Hauptpunkte seiner Beschreibung. Gaupp hält es für möglich im Corpus ciliare des Frosches zwei Zonen zu unterscheiden: Orbiculus ciliaris und Corona ciliaris.

Die Corona ciliaris besteht aus einer großen Zahl von Processus ciliares, Längsfalten, welche niedriger werdend auf die hintere Fläche der Iris übergehen. Die Grenze zwischen Corona ciliaris und Iris wird durch die Struktur der Retinaschicht und die Anheftung der Zonula ciliaris bestimmt. Die Iris ist dank der stark pigmentierten hinteren Epithelschicht als kohlschwarzer centraler Teil unterschieden, während die Corona ciliaris gewöhnlich eine weißliche Färbung aufweist. Die Ciliarfalten sind nicht überall in gleichem Maße entwickelt (vgl. oben SCHOEBEL). Die längsten und höchsten Falten finden sich in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes des Corpus ciliare. Sie nehmen in ihren Dimensionen allmählich in der Richtung zum nasalen und temporalen Abschnitt ab. Diese Abnahme (in der Höhe und Länge) tritt besonders rasch in dem unteren nasalen Quadranten auf, so daß in diesem Gebiet, etwas unterhalb der Mitte des nasalen Abschnittes, die Ciliarfalten verschwinden, während die ihnen entsprechenden Leisten der Iris bleiben. Das Corpus ciliare bleibt an dieser Stelle nur als ein schmaler Wulst erhalten.

Autor beschreibt ausführlich die Richtung der Ciliarfalten, welche keine genau radiäre ist. Diese Gebilde sind voneinander durch ungefähr gleich weite Täler geschieden. Die Falten selber erscheinen nicht selten doppelt. Die von LEUCKART angegebene Zahl von 70—80 hält GAUPP für zu hoch. Er selbst zählt bei *Rana esculenta* 66—77 Falten.

In der Mitte des unteren Abschnittes zeichnet sich eine Falte durch ihre größere Ausdehnung von den übrigen aus; dieselbe ist mit kleinen sekundären Falten besetzt und entspricht der Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea in den Glaskörper und der Austrittsstelle der Vena hyaloidea aus letzterem. Auf diese Stelle hat bereits, wie GAUPP bemerkt, H. VIRCHOW die Aufmerksamkeit gelenkt, nach welchem beide Gefäße in eine besonders stark entwickelte Falte »so zu sagen einen breiten Processus ciliaris« eingelagert sind.

Die allgemeine Gestalt des Corpus ciliare entspricht nach GAUPPS Befunden nicht einem regelmäßigen Kreise. Die proximale Grenzlinie des Corpus ciliare nähert sich in dem temporalen sowie in demjenigen Anteil des nasalen Abschnittes, welcher der Falten entbehrt, mehr einer geraden denn einer Kreislinie.

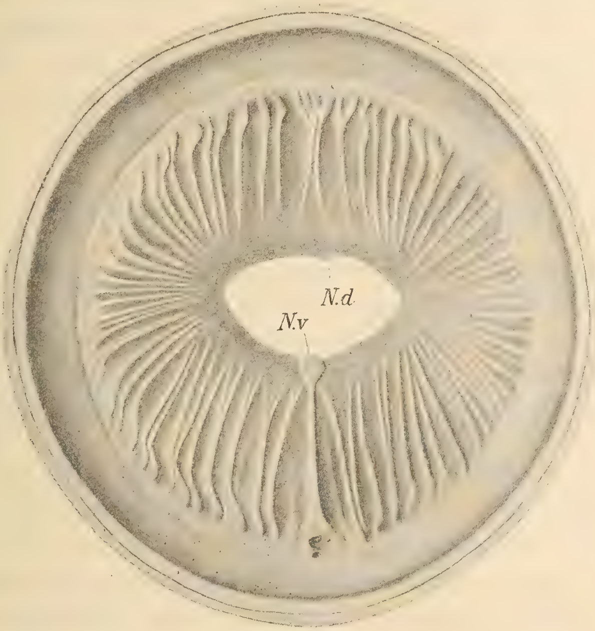
Die Falten der Iris stellen eine unmittelbare Fortsetzung der Ciliarfalten dar; auch sie sind häufig doppelt, doch setzt sich eine doppelte Ciliarfalte nicht immer in eine Doppelfalte der Iris fort und umgekehrt. Abweichend von den Ciliarfalten sind die erwähnten Gebilde der Iris annähernd regelmäßig radiär angeordnet. Unter allmählicher Höhenabnahme in der Richtung zum Centrum verschwinden sie in einiger Entfernung vom Pupillenrande, so daß an letzterem eine glatte Zone bleibt.

Auf Grund meiner eignen Beobachtungen kann ich die Angaben von Gaupp nur bestätigen; dieselben schließen jedoch nicht sämtliche Besonderheiten des Corpus ciliare vom Frosch ein. Die der Aufmerksamkeit des Autors entgangenen Details stellen dermaßen charakteristische Besonderheiten dar, haben meiner Meinung nach eine dermaßen nahe Beziehung zum mikroskopischen Bau dieser Teile des Auges, zur Entwicklungsgeschichte derselben und zum Teil auch zu ihrer Funktion, daß ich mich genötigt sehe, die Beschreibung von Gaupp zu modifizieren.

Zunächst handelt es sich um die Untersuchungsmethoden. Bereits auf der präparierten vorderen Augenhälfte (im frischen oder fixierten Zustande) lassen sich genügend deutlich die Falten, ihre Lage und besonders dank dem intakten Pigment die Grenze zwischen der eigentlichen Iris und dem Ciliarkörper unterscheiden. Das genauere Studium erfordert jedoch die Anfertigung trockener Präparate nach der Methode von Semper. Die Trockenpräparate stellen ein recht gutes Objekt für Photographieren bei schwachen Vergrößerungen dar. Auf den Photogrammen treten die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Baues noch bestimmter hervor, als bei der Beobachtung selbst, abgesehen davon, daß Messungen, Vergleich und Zählung der Falten bedeutend erleichtert werden. Es müssen nur folgende Vorsichtsmaßregeln berücksichtigt werden. Das frisch präparierte Froschauge wird in 1%ige Chromsäure eingelegt. Am folgenden Tage schneidet man das Auge auf und entfernt die Linse, die Gefäße des Glaskörpers und wenn möglich die Zonula ciliaris. Die Sclera und die Hornhaut haben durch die Einwirkung der Chromsäure bereits einen genügenden Härtegrad erlangt, die Iris ist jedoch noch weich und elastisch geblieben und leidet infolgedessen bei der Entfernung der Linse nicht. Wird die Linse längere Zeit im Auge gelassen, so verklebt das hintere Irisepithel fest mit der Linsenkapsel und da die Iris durch die Chromsäureeinwirkung spröde wird, so bricht sie unbedingt bei jedem Versuch, die Linse von ihr zu entfernen. Die von der Linse befreite vordere Augenhälfte kann noch ein bis zwei Tage in der Chromsäure verbleiben und darauf der weiteren Behandlung unterworfen werden.

Rana esculenta. Auf dem Pupillarrande der Iris von *Rana esculenta*, deren sich Gaupp für seine Untersuchungen bediente, finde ich zwei interessante Gebilde. Etwas nasal von der Mitte des oberen Randes senkt sich in das Pupillenlumen ein kleiner Anhang herab: der obere Pupillarknoten (Textfig. 1 *N.d*). In der Mitte des unteren Randes oder etwas mehr temporal liegt der untere Pupillarknoten (Textfig. 1 *N.v*).

Letzterer stellt eine flache ovale Scheibe dar, welche der hinteren Oberfläche der Iris anliegt. Das obere Ende des Knotens ist entweder in der Höhe des Pupillenrandes gelegen oder tritt über denselben etwas hervor. Das untere Ende ist nicht frei, sondern setzt sich in die mittlere untere Irisfalte fort, welche etwas in nasaler Richtung von der genau radiären Richtung abweicht und sich bis zu der oben erwähnten großen Falte des unteren Abschnittes des Ciliarkörpers erstreckt. Ich nenne diese Ciliarfalte »mittlere untere Ciliarfalte«.



Textfig. 1.
Vordere Bulbushälfte von *Rana esculenta* von der Rückseite aus gesehen. Trockenpräparat nach der SEMPERschen Methode. Die Schattierung ist absichtlich nicht streng durchgeführt, weil durch den Totalschatten die Deutlichkeit einer Anzahl der Falten, um derentwillen die Figur gegeben wird, beeinträchtigt werden würde. Vergrößerung 12mal. *N.d*, dorsaler Pupillarknoten; *N.v*, ventraler Pupillarknoten. Über weitere Einzelheiten vgl. den Text S. 332—336.

Den genannten Bildungen des ventralen Abschnittes entsprechend findet sich in der Mitte des dorsalen Abschnittes des Corpus ciliare ein Komplex von zwei bis vier Falten, von denen in radiärer Richtung zwei bis drei obere mittlere Irisfalten sich auf die Iris erstrecken. Diese letzteren liegen entweder einander dicht an, oder sind voneinander durch einen engen Zwischenraum getrennt oder divergieren wenigstens an ihren Enden. Die Ciliarfalten des oberen mittleren

Komplexes sind stets dicht beieinander gelagert. Sämtliche übrige Falten des Ciliarkörpers und der Iris sind annähernd symmetrisch in bezug auf die oberen und unteren Falten gelagert. Die Zahlen von Leuckart finde auch ich zu groß, sowohl für die Ciliarfalten als auch für die Irisfalten. Die erste Falte beiderseits von der mittleren unteren Falte der Iris erreicht kaum die Mitte der letzteren; die auf sie folgende dagegen zeichnet sich durch eine besondere Länge aus und berührt fast, indem sie sich bogenförmig krümmt, den unteren Pupillarknoten. Die übrigen Irisfalten weichen anfangs von der radiären Richtung in eine mehr vertikale ab, näher jedoch zum nasalen und temporalen Abschnitt nehmen sie allmählich eine radiäre Richtung an, durch welche sich besonders die Falten in der Nähe des horizontalen Meridians auszeichnen. Auch im dorsalen Abschnitt laufen die Irisfalten in senkrechter Richtung fast parallel den mittleren Falten.

Die stärksten, den mittleren am nächsten gelagerten, Ciliarfalten zeichnen sich durch eine schmale innere Kante aus; sie stehen fast senkrecht zur Oberfläche des Ciliarkörpers. Der proximale Teil ihrer Oberfläche ist mit feinen Längsfurchen besetzt, als Abdruck der Fäden der Zonula ciliaris. Die Richtung der Ciliarfalten fällt nicht immer mit der Richtung der Irisfalten zusammen, häufig erscheint sie weniger regelmäßig. Im allgemeinen werden die Verhältnisse beobachtet, welche bereits Gaupp wahrgenommen hat, nämlich, daß die Ciliarfalten gekrümmt sind, wobei ihr konkaver Rand im nasalen Quadranten nasalwärts, im temporalen temporalwärts gerichtet ist. In den zwischen dem nasalen bzw. temporalen Abschnitt einerseits und dem oberen bzw. unteren anderseits gelegenen Abschnitten sind die Falten des Ciliarkörpers dachziegelförmig gelagert, wobei sie nasal bzw. temporal steiler abfallen, weniger steil zur mittleren Linie. Dasselbe wird auch an den entsprechenden Irisfalten beobachtet, welche sich sogar über die Oberfläche der Regenbogenhaut vorwölben.

Rana fusca. Dieselbe unterscheidet sich zunächst durch den Mangel des oberen Pupillarknotens; der untere Knoten ist bei ihr jedoch ebensogut entwickelt wie bei *Rana esculenta.* Die untere mittlere Falte der Iris erreicht bei *Rana fusca* selten die mittlere untere Ciliarfalte. Die zunächst folgende Irisfalte, welche bei *Rana esculenta* kaum die halbe Länge der übrigen Falten erreicht, ist bei *Rana fusca* noch schwächer ausgebildet. Die folgende Falte erstreckt sich zum Unterschiede von den übrigen zum unteren Pupillarknoten.

Die übrigen Iris- sowie die Ciliarfalten sind ebenso angeordnet wie bei *Rana esculenta.* In der oberen Hälfte sind wiederum ein bis zwei mittlere Irisfalten und der ihnen entsprechende Komplex mittlerer Ciliarfalten zu erkennen. Wie in der unteren Hälfte, so ist auch hier die der mittleren Irisfalte beiderseits benachbarte Falte schwach ausgebildet, während die folgenden unterschiedlich von *Rana esculenta* radiär gelagert sind, wobei sie sich bogenförmig krümmen. Die konkaven Bogenseiten sind zu den mittleren Falten gerichtet. Die dachziegelförmige Anordnung der Ciliarfalten und der Irisfalten ist bei *Rana fusca* noch mehr ausgeprägt, d. h. betrifft eine längere Strecke als bei *Rana esculenta.* Der Übergang der Ciliarfalten in die Irisfalten ist bei *Rana fusca* deutlicher und schärfer als bei der andern Art.

Nach der Beschreibung der inneren Fläche der Iris muß auch die äußere erwähnt werden, deren goldfarbenes Pigment bereits lange die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt hat. Bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Frösche habe ich eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung des Pigments feststellen können. Es fehlt häufiger bei *Rana fusca*, seltener bei *Rana esculenta* im temporalen und nasalen Abschnitte, welche beide schwarz erscheinen, wie die hintere Oberfläche der Iris. Ich füge hinzu, daß bei den Larven beider Arten im Stadium der Metamorphose sowohl der temporale als auch der nasale Abschnitt der Iris stets des goldfarbenen Pigments entbehren. Weder bei den Larven noch bei erwachsenen Tieren erstreckt sich jedoch die schwarze Farbe der genannten Abschnitte auf den kontinuierlichen goldfarbenen Reif des Pupillenrandes, auf welchen GAUPP aufmerksam macht. Letzterer beschreibt auch eine Unterbrechung dieses Reifs in der Mitte des unteren Randes, was ich auch bei der Mehrzahl von *Rana fusca* und *esculenta* finde. Nach meinen Beobachtungen entspricht diese Unterbrechung ihrer Lage nach dem unteren Pupillarknoten, welcher seinerseits einen Einfluß auf die Form der Pupille hat. In der Beschreibung von GAUPP ist bereits eine entsprechende Beobachtung vorhanden. Nach diesem Autor unterscheidet sich nämlich der untere Pupillenrand vom oberen durch eine größere Krümmung, an der tiefsten Stelle der Krümmung weist nun der goldfarbene Reif eine Unterbrechung auf. Bei stark verengter Pupille (es handelt sich um *Rana esculenta*) bildet auch der obere Rand in der Mitte eine winkelige Ausbiegung. Beide Ausbiegungen, die obere und die untere, entsprechen nach meinen Beobachtungen dem oberen und unteren

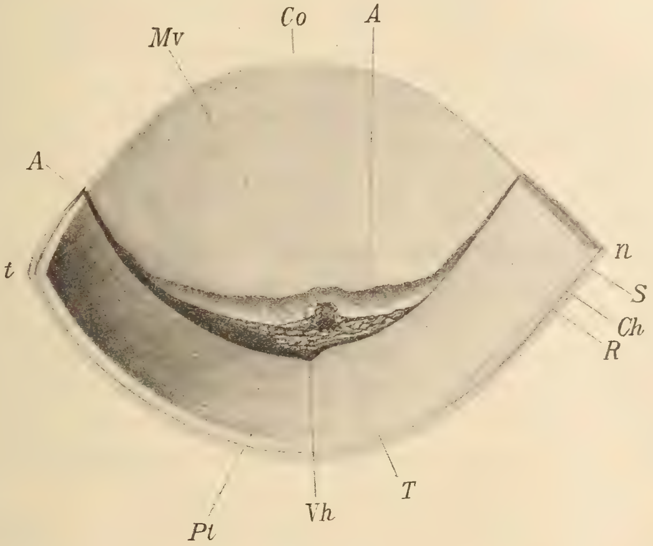
Pupillarknoten. *Rana fusca* offenbart nur eine winkelige Knickung des unteren Randes. Meine Beschreibung der äußeren Ansicht der hinteren Irisfläche entspricht einem mittleren Erweiterungsgrad der Pupille. Bei einer maximalen Erweiterung derselben verkürzen und verbreitern sich, wie es auch zu erwarten ist, die Irisfalten, ihre Richtung und Anordnung bleibt jedoch dieselbe.

Um eine Vorstellung von der Breite des Kammerdreiecks, an der Anheftungsstelle desselben an die Sclera zu erhalten, verfuhr ich folgendermaßen: Das fixierte Froschauge wurde möglichst genau in zwei Hälften, eine obere und eine untere, zerschnitten. Vermittels einer Pinzette entfernte ich die Iris und den Ciliarkörper; nur das Gewebe des Kammerdreiecks ließ ich in Verbindung mit der Sclera. Die Epithelschicht des Corpus ciliare reißt genau am Orbiculus ciliaris ab, das Gewebe des Kammerdreiecks tritt deutlicher hervor, infolge der Anwesenheit der charakteristischen Pigmentzellen, deren Beschreibung weiter unten folgt.

In der Literatur habe ich keine genauen Angaben über die Form des distalen Randes des Scleraknorpels gefunden. HELFREICH (14) schreibt, daß der Knorpel nicht bis zur Grenze zwischen Sclera und Hornhaut heranreicht, da er distal von der Anheftungslinie der geraden Muskeln endigt. Diese Beschreibung ist für die dorsale und ventrale Seite des Auges vollkommen zutreffend. Im nasalen und temporalen Abschnitt dagegen erstreckt sich der Scleraknorpel nach meinen Beobachtungen bedeutend weiter in distaler Richtung, wovon man sich leicht an frischen Augen mit eröffneter hinterer Kammer überzeugen kann. Die vordere Hälfte des Augapfels wölbt sich nach innen ein und die Grenze des Knorpels tritt deutlich hervor. Der rein fibröse Teil der Sclera weist daher die größte Breite oben und unten auf; dasselbe offenbart sich auch hinsichtlich des Kammerdreiecks.

Die Breite des letzteren erreicht die größte Ausdehnung in der Mitte des oberen und des unteren Abschnittes, nimmt in dem temporalen und nasalen Abschnitt allmählich ab und erreicht das Minimum etwas unterhalb der Mitte des nasalen Abschnittes. Kurz, es wiederholt sich hier dasselbe, was wir bei der Beschreibung der Corona ciliaris erwähnt haben.

Die proximale sowie die distale Grenze der Anheftung des Kammerdreiecks an die Sclera stellt je eine gebrochene Linie dar. In der unteren Augenhälfte von *Rana esculenta*, genau in der Mitte, hat die proximale Grenzlinie einen mehr oder weniger spitzen Knick, dessen Spitze gegen die Ora optica gerichtet ist. Es ist das die Eintrittsstelle der Vena hyaloidea in die mittlere Ciliarfalte. Der Stamm dieser Vene ist in die Chorioidea eingelagert und ist auf fixierten Präparaten nicht selten in Gestalt eines dunklen durch die Retina hindurchschimmerden Streifens wahrnehmbar. Die distale Grenze der unteren Hälfte des Kammerdreiecks bildet gleichfalls einen Knick, dessen Spitze in Gestalt eines stumpfen Fortsatzes sich in der Richtung zur Cornea erstreckt. Diesen Knick nenne ich den »unteren Fortsatz des Kammerdreiecks«. Er ist etwas nasal von der Mitte und von der Eintrittsstelle der Vena hyaloidea in die mittlere Ciliarfalte gelegen.



Textfig. 2.

Ventraler vorderer Quadrant des Bulbus von *Rana esculenta* nach der Entfernung der Iris an ihrer Wurzel, mit der Hornhaut aufwärts gedreht, so, daß man den vollen Einblick in die Gegend des Kammerdreiecks erhält. Spirituspräparat nach Fixierung mit Sublimat. Vergrößerung 12mal. *A*, Annulus pericornealis; *Ch*. Chorioidea; *Co*, Cornea; *Mv*, ventraler M. protractor lentis; *n*, nasal; *Pt*, unterer Vorsprung des Gerüstwerks; *R*, Retina; *S*, Sclera; *T*, Gerüstwerk des Kammerdreiecks; *t*, temporal; *Vh*, Stelle des Austritts der V. hyaloidea.

In der oberen Augenhälfte ist auch ein Knick an der distalen Grenze — »oberer Fortsatz des Kammerdreiecks« — vorhanden. Im Unterschied von dem unteren Fortsatz nimmt der obere eine mittlere Lage ein, ist somit gegenüber dem erwähnten mittleren Ciliarfaltenkomplex gelegen. Die proximale Grenze weist keine Knickung auf.

Eigenartig sind auch die topographischen Verhältnisse von

Kammerdreieck und Annulus pericornealis, gleichzeitig auch der Sclerocornealgrenze, welche beim Frosch ungefähr dem vorderen Rande des Annulus pericornealis entspricht. Nur in dem nasalen und dem temporalen Abschnitt fällt die Anheftung des Kammerdreiecks an die Sclera mit dem Annulus pericornealis zusammen, in der Richtung nach oben und nach unten entfernt sie sich allmählich vom vorderen Rande des Annulus (Textfig. 2) und nähert sich demselben wieder nur in Gestalt des erwähnten oberen und unteren Fortsatzes.

In der unteren Augenhälfte fällt die distale Grenze des Kammerdreiecks mit dem distalen Rande des Pericornealringes auf einer größeren Ausdehnung als in der oberen Hälfte zusammen. Der in der Literatur anzutreffende Ausdruck »Cornea-Iriswinkel« ist für das entsprechende Gebilde im Froschauge offenbar nicht anwendbar, da in demselben das Kammerdreieck sich nur an die Sclera anheftet und nur in dem temporalen und nasalen Gebiet die Grenze der Cornea und Sclera erreicht.

Aus den beschriebenen Verhältnissen erhellt somit die Frage nach der Lagerung des Kammerdreiecks und des Pericornealringes im Raume. So weit ich durch Messungen vermittels des Zirkels mich habe überzeugen können, liegt der Pericornealring nicht in einer Ebene, sondern ist in seinem temporalen und nasalen Abschnitt mehr von dem Centrum der Hornhaut entfernt, als in dem dorsalen und ventralen. Die proximale Grenzlinie des Kammerdreiecks oder der Corona ciliaris liegt fast in einer frontalen Ebene.

Eine Reihe von Merkmalen charakterisiert den vorderen Teil des Tractus uvealis als eine nicht radial symmetrische Bildung. Der dorsale und ventrale Abschnitt haben jedoch das Gemeinsame, daß ihre Bestandteile die größte Entwicklung offenbaren. Zu beiden Seiten der mittleren Gebilde ordnen sich wie um eine centrale Achse die Bildungen des Kammerdreiecks und der Iris. Es läßt sich somit a priori von den dorsalen und ventralen Abschnitten eine hervorragende funktionelle Bedeutung erwarten, was auch durch ihre mikroskopische Struktur bestätigt wird. Bevor ich zur Schilderung der letzteren übergehe, will ich noch der topographischen Verhältnisse erwähnen, welche auf Schnitten hervortreten.

Horizontale und vertikale meridionale Schnitte bestätigen die weiter oben dargelegten Befunde, wie sie vermittels der Präparation erhalten worden waren. Die Schnitte geben außerdem eine deutlichere Vorstellung vom Orbiculus ciliaris. Nach der Beschreibung von Gaupp (10) stellt der Orbiculus ciliaris eine flache circulär verlaufende

Furche zwischen der Ora optica und der Corona ciliaris dar. Gaupp weist nur auf einen Breitenunterschied dieser Furche in ihren verschiedenen Abschnitten hin: »am breitesten ist er (d. h. der Orbiculus ciliaris) am oberen Umfang des Auges, von da verschmälert er sich gegen die temporale und nasale Seite hin, behält aber temporal und ventral immer noch eine bedeutendere Breite als nasal, wo er besonders unterhalb der Höhenmitte sehr schmal wird«. Diesem habe ich noch hinzuzufügen, daß auch die Tiefe der Furche verschieden ist. Im ventralen Abschnitt ist sie tief, flacht sich alsdann in dem nasalen und temporalen Abschnitt etwas ab, vertieft sich darauf abermals in der Mitte des dorsalen Abschnitts, jedoch in geringerem Maße als in dem ventralen. In der Mitte des letzteren Abschnitts schiebt sich die Einknickung der hinteren Grenze der Corona ciliaris bis zur Hälfte des Orbiculus ciliaris vor. Auf der Mehrzahl meiner Präparate finde ich den Orbiculus ciliaris frei vom Glaskörper. Die Membrana hyaloidea und die Gefäße des Glaskörpers verlaufen oberhalb der Furche. Nur der mittlere Ast der Vena hyaloidea legt sich gewöhnlich mit seiner unteren Wand dem Boden und dem Rande der Furche fest an. Auf Präparaten mit besonders breiter Furche ist dieselbe, wie auch Gaupp angibt, vollkommen vom Glaskörper ausgefüllt. Es ist mir nicht gelungen klarzulegen, in wie weit der erstere Fall ein Kunstprodukt darstellt, hervorgerufen durch die Schrumpfung des Glaskörpers unter dem Einfluß der Reagentien. Von den Gefäßen, welche den Orbiculus ciliaris ausfüllen, verlaufen nur der nasale und temporale Ast der Vena hyaloidea oberhalb des Orbiculus ciliaris. Die beiden Hauptäste der Arteria hyaloidea finde ich stets bereits auf dem Abhang der Ciliarfalten, distal von dem Orbiculus ciliaris und von den entsprechenden Venen gelagert.

Die Grenze zwischen Corona ciliaris und Iris wird mit Sicherheit nur an Durchschnitten erkannt. Gaupp gibt zwei Kriterien zur Bestimmung dieser Grenze an — den Charakter der Retinaschicht und den Ursprung der Zonula ciliaris. Nach meiner Meinung ist das letztere Kennzeichen bedeutungslos, da das schwach pigmentierte, die Corona ciliaris bedeckende Epithel sich viel weiter distal erstreckt als die vordere Zonulafläche, besonders im temporalen Abschnitt (Taf. XIX, Fig. 2). Das erste Kennzeichen bestimmt natürlich eigentlich die Grenze zwischen den beiden Epithelarten, der des Ciliarkörpers und der der Iris; ob nun die Iris vor dieser Grenze beginnt, muß noch erwiesen werden. Auf Durchschnitten durch die Iris zwischen den Falten erscheint dieselbe als eine Membran gleicher Dicke bis zum

Pupillarrande. Diese gleichmäßige Dicke und die charakteristische Struktur des Stroma sind die Kennzeichen, durch welche die Iris sich vom Kammerdreieck unterscheidet; die auf Grund dieser Kennzeichen bestimmte Grenze zwischen beiden fällt nur annähernd mit der Epithelgrenze zusammen. Im oberen und unteren Abschnitt schiebt sich das Irisepithel etwas auf den Ciliarkörper herüber; im temporalen und nasalen Abschnitt erfolgt das Entgegengesetzte.

In den beiden letzteren Abschnitten ist im allgemeinen die Irisgrenze oder Iriswurzel der Sclera näher gelegen als in den beiden andern. Ungeachtet dessen nähert sich die Gestalt der Iris mehr einem Kreise als einer Ellipse, da der horizontale Durchmesser des Corpus ciliare kürzer ist als der vertikale.

Zur Vervollständigung der topographischen Charakteristik ist es erforderlich, auch die Verteilung der Fäden der Zonula ciliaris zu berücksichtigen, deren nähere Untersuchung eigentlich nicht zu dem Plan meiner Arbeit gehörte. Angelucci beschreibt den Durchschnitt der Zonula als ein Dreieck divergierender Fasern, dessen Spitze gegen die Ora serrata und dessen Basis gegen die Linse gerichtet ist.

Nach meinen Beobachtungen hat dieses Dreieck in den verschiedenen Augenabschnitten eine verschiedene Form. Im nasalen und temporalen Abschnitt zeichnet sich das Dreieck durch die größte Höhe und die schmalste Basis aus. Im temporalen Abschnitt (Textfig. 6) sind die Zonulafasern deutlich in der ganzen Ausdehnung des Dreiecks entwickelt. Dort, wo in dem nasalen Abschnitt die Ciliarfalten fehlen, besteht die innere Epithelschicht des Ciliarkörpers aus besonders langen, zylindrischen Zellen und erscheint auf dem Querschnitt in einen spitzen Fortsatz ausgezogen. Die Zonulafasern entspringen von der äußeren und inneren Fläche des Fortsatzes, wobei nur die vorderen besonders stark entwickelt sind und ein dünnes, jedoch deutlich wahrnehmbares Bündel bilden, welches seinerseits nur in der Nähe der Linsenkapsel in einzelne Fäden zerfällt (Textfig. 6). Die größte Breite und geringste Höhe erreicht das Zonuladreieck im dorsalen und ventralen Abschnitt gegenüber den mittleren Ciliarfalten (Textfig. 5). Der Übergang ist natürlich überall ein allmählicher.

Außer dem Fadensystem der Zonula ciliaris, welches die Linse fixiert, finde ich noch in beträchtlicher Anzahl kurze und lange, circuläre Fasern. Die kurzen nehmen den am meisten proximal gelegenen Teil der Täler zwischen den Ciliarfalten ein und erstrecken sich von der meridionalen Wand der einen Falte zur andern. Die langen, sowie die kurzen Fasern sind nur dort entwickelt, wo die

Ciliarfalten klar ausgeprägt sind, wobei erstere den Kanten der Falten anliegen.

Kammerdreieck.

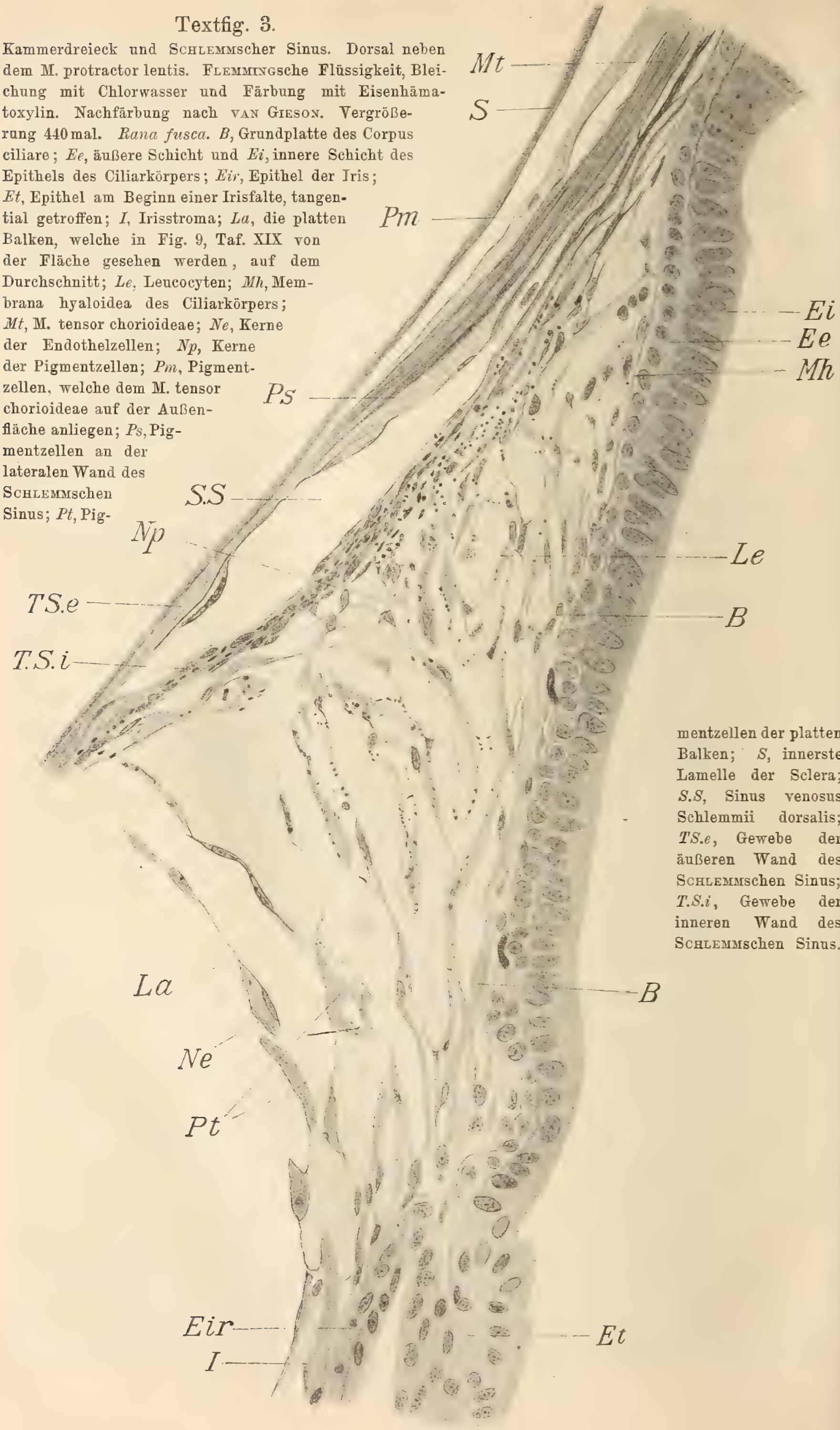
Angelucci (1) beschreibt das Gewebe des Fontanaschen Raumes als ein Balkensystem, welches aus der Iriswurzel und den Ciliarfalten entspringt und eine meridionale Richtung annimmt. Mit ihm vereinigt sich ein zweites System meridionaler Balken, welches im proximalen Abschnitt des Kammerdreiecks seinen Anfang nimmt und indem es nach vorn zieht, den Schlemmschen Kanal von innen begrenzt.

Nach den Befunden von H. Virchow (38) besteht das Ligamentum pectinatum aus Balken, welche von der Iriswurzel und den Ciliarfalten divergierend distalwärts und proximalwärts verlaufen; die zwischen den Balken nachbleibenden Räume nennt Autor Spatia anguli iridis. Die Bezeichnung »Fontanaschen Raum« überträgt er auf das Lumen, welches Angelucci Schlemmschen Kanal nennt. Das System meridionaler Balken, welche den Schlemmschen Kanal nach Angelucci oder den Fontanaschen Raum nach H. Virchow von innen begrenzen, nennt letzterer lamelläre oder bandartige Schicht.

Lauber (18) richtet die Aufmerksamkeit auf die Pigmentverteilung im Ligamentum pectinatum. Nach seinen Beobachtungen häufen sich verzweigte Melanophoren als eine Fortsetzung gleicher Zellen der Iris im proximalen Teil des Ligamentum pectinatum an. Zwischen dem letzteren und der Sclera bildet er ein rundes, mit roten Blutkörpern angefülltes Lumen ab, welches er für den Schlemmschen Kanal hält.

Die Beschreibung von Gaupp (10) gründet sich in weitgehendem Maße auf die Befunde der genannten Autoren. Das Ligamentum pectinatum iridis beschreibt er als ein Netzwerk feiner Balken, welche einerseits an die Sclera und die Hornhaut, anderseits an das Corpus ciliare und die Iris grenzen. Das Epithel der Hornhaut (bzw. Membrana Descemetii) geht, wie es auch Lauber behauptet, auf die der vorderen Augenkammer zugewandte Oberfläche des Ligamentum pectinatum über und setzt sich ohne Unterbrechung weiter auf die vordere Oberfläche der Iris fort.

Nach dem Rat hauptsächlich von Herrn Prof. Virchow lasse ich die Bezeichnungen Fontanascher Raum und Ligamentum pectinatum fallen; die Bezeichnung »Gewebe des Kammerdreiecks« erhebt nicht den Anspruch auf die Gleichheit dieses Gebildes mit dem



Textfig. 3.

Kammerdreieck und Schlemmscher Sinus. Dorsal neben dem M. protractor lentis. Flemmingsche Flüssigkeit, Bleichung mit Chlorwasser und Färbung mit Eisenhämatoxylin. Nachfärbung nach van Gieson. Vergrößerung 440 mal. *Rana fusca*. *B*, Grundplatte des Corpus ciliare; *Ee*, äußere Schicht und *Ei*, innere Schicht des Epithels des Ciliarkörpers; *Eir*, Epithel der Iris; *Et*, Epithel am Beginn einer Irisfalte, tangential getroffen; *I*, Irisstroma; *La*, die platten Balken, welche in Fig. 9, Taf. XIX von der Fläche gesehen werden, auf dem Durchschnitt; *Le*, Leucocyten; *Mh*, Membrana hyaloidea des Ciliarkörpers; *Mt*, M. tensor chorioideae; *Ne*, Kerne der Endothelzellen; *Np*, Kerne der Pigmentzellen; *Pm*, Pigmentzellen, welche dem M. tensor chorioideae auf der Außenfläche anliegen; *Ps*, Pigmentzellen an der lateralen Wand des Schlemmschen Sinus; *Pt*, Pigmentzellen der platten Balken; *S*, innerste Lamelle der Sclera; *S.S*, Sinus venosus Schlemmii dorsalis; *TS.e*, Gewebe der äußeren Wand des Schlemmschen Sinus; *T.S.i*, Gewebe der inneren Wand des Schlemmschen Sinus.

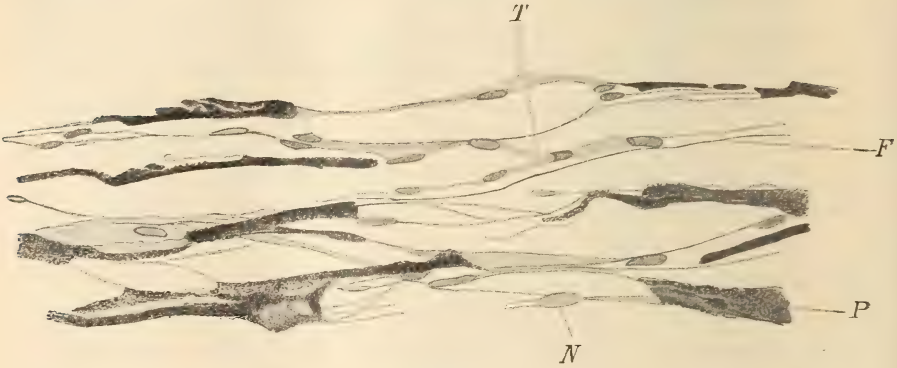
Ligamentum pectinatum des Menschen, und eignet sich auch für diejenigen Abschnitte des Kammerdreiecks beim Frosch, in welchen keine FONTANAschen Räume vorhanden sind.

Wie ich bereits oben bemerkt habe, erreicht das Kammerdreieck an den Stellen des oberen und unteren Fortsatzes nicht die Grenze zwischen Hornhaut und Sclera. Aus der weiteren Schilderung wird erhellen, daß ANGELUCCI, H. VIRCHOW und GAUPP nur vertikale Meridionalschnitte vor Augen gehabt haben, und überdies solche, welche seitlich von den mittleren Fortsätzen gefallen waren. In dem Ausspruch GAUPPS, daß das Ligamentum pectinatum sich vorn an die Sclera und die Hornhaut anlegt, ist die Erwähnung der letzteren falsch. Das Gewebe des Kammerdreiecks heftet sich da, wo sein Bau am meisten typisch erscheint, vorn nur an die Sclera an.

Die vordere Fläche des Kammerdreiecks bildet im Querschnitt eine gebogene Linie, deren Konkavität der vorderen Kammer zugewendet ist. Die hauptsächlich aus der Iriswurzel hervorgehenden Balken weisen Unterbrechungen auf; sogar der vorderste Balken ist selten kompakt. Die Pigmentverteilung offenbart durchaus nicht die Besonderheiten, welche LAUBER hier sehen möchte. Die Melanophoren finden sich in allen Teilen des Ligamentum pectinatum.

Hinten und innen liegt das Gewebe des Kammerdreiecks der Grundlamelle des Ciliarkörpers an. Beide Gebilde sind voneinander scharf unterschieden; die Lamelle des Ciliarkörpers wird von reticulärem Gewebe mit zahlreichen Capillargefäßen gebildet. Im Gewebe des Kammerdreiecks unterscheidet man folgende Bestandteile: plättchenartige Balken, Melanophoren, Endothel, Bündel circulärer Bindegewebsfasern, Nervenfaserbündel.

Auf Frontalschnitten stellt das Gewebe des Kammerdreiecks ein Netzwerk von Melanophoren dar, welche, indem sie sich untereinander vereinigen, längliche rundliche Lumina umgrenzen. Hier und da werden Stellen angetroffen, an denen die Melanophoren fehlen, wobei die eigentliche Strukturgrundlage sichtbar wird. Äußerst feine, zarte Plättchen (Fig. 2, Taf. XIX), die ungefähr die Form der Melanophoren wiedergeben und größtenteils in einer frontalen Ebene angeordnet sind, bilden eine Reihe aufeinanderfolgender Gitter, welche auf den Meridionalschnitten das erwähnte Bild der divergierenden Balken ergeben. Nach der Sublimatfixierung weisen die Balken ein vollkommen homogenes Aussehen auf. Nach Einwirkung des Gemisches von FLEMMING ist in ihnen eine äußerst feine fibrilläre Struktur zu erkennen, als beständen sie aus feinsten, durch eine Grundsubstanz miteinander verklebten Fibrillen (Fig. 2 u. 3, Taf. XIX). In den platten Balken des Ligamentum pectinatum des Menschen wird gleichfalls eine fibrilläre Struktur beobachtet (vgl. z. B. ASAYAMA [2]), aber es ist doch in dieser Hinsicht ein Unterschied zwischen Mensch und Frosch vorhanden. Die homogene Grundsubstanz bildet am Rande der Balken »schwimmhautartige Vorsprünge«, in denen bereits keine Fibrillen wahrgenommen werden. Beim Frosch sind, so weit ich es habe feststellen können, keine derartigen schwimmhautartigen Vorsprünge vorhanden; nicht selten erstreckt sich gerade längs dem Plättchenrande eine Fibrille oder ein Fibrillenbündel. Die Fibrillen verlaufen in den Plättchen überhaupt nicht einander streng parallel, und sind in ihnen ungleich dicht gelagert, wobei sie zwischen sich mehr oder weniger breite Abschnitte der homogenen Grundsubstanz lassen.



Textfig. 4.

Gerüstwerk des Kammerdreiecks. Ein Schnitt durch den ventralen Teil des Kammerdreiecks, welcher fast genau horizontal verläuft und den ventralen M. protractor lentis längs trifft. Die topographischen Verhältnisse werden vervollständigt durch einen Blick auf Fig. 3 im Text. Sublimat, Färbung nach VAN GIESON. *Rana esculenta.* Vergrößerung 300mal. *F*, circuläre Bündel der bindegewebigen Fasern; *N*, Kerne der Endothelzellen; *P*, Pigmentzellen; *T*, etwas schief getroffene Balken des Gerüstwerks.

Die Melanophoren entsprechen nur annähernd ihrer Form nach den genannten Plättchen. Die von den Rändern der Plättchen begrenzten Lumina sind kleiner und rundlicher als die Lumina zwischen den Melanophoren.

Es ist augenscheinlich, daß der Querschnitt eines Gitters keinen kompakten, sondern einen durchbrochenen Balken darstellt (Fig. 8, Taf. XIX).

Die Querschnitte der Balken sind übrigens nicht leicht in Einklang mit den Frontalschnitten zu bringen. Wie die Verteilung der Balken auf Meridionalschnitten erweist, befinden sich die einzelnen Gitter in verschiedener Entfernung voneinander. Sie sind untereinander an verschiedenen Stellen durch Plättchen, die von einem Gitter zum andern ziehen (Textfig. 4), verbunden und gewöhnlich mit Melanophoren bedeckt. Nur das äußerste Gitter kann als ein selbständiges und vollständiges Gebilde angesehen werden (Textfig. 3), die übrigen bilden im allgemeinen eine eigentümliche Struktur, hinsichtlich welcher das Wort »Gitter« nur den auf Frontalschnitten gewonnenen Eindruck wiedergibt. Die Querschnitte müssen daher besonders vorsichtig studiert werden, da nicht immer dafür eingestanden werden kann, daß das auf dem Querschnitt sich darstellende Gebilde in der Tat dasjenige ist, welches auf dem Frontalschnitt von der Fläche sichtbar ist. Auf Schnitten, die in verschiedenen Richtungen geführt sind, hat man also mit verschiedenen Dingen zu tun. Die Lumina zwischen den Balken sind nur auf queren Meridionalschnitten, die Lumina in den Gittern selber dagegen hauptsächlich auf Frontalschnitten zu erkennen.

Auf Querschnitten zeigt die Mehrzahl der Balken, wenn letztere in ihrer größten Ausdehnung getroffen sind, zwei scharfe Konturlinien, zwischen welchen der Raum von Melanophoren eingenommen ist (Textfig. 3). Diese beiden scharfen Konturlinien können nur der Ausdruck der Plättchen, von denen soeben die Rede war, sein. Die Balken bzw. die Gitter sind somit auf beiden Flächen mit Plättchen belegt, zwischen denen die Melanophoren eingeschlossen sind. So einfach dieses Schema ist, so schwer ist es im Einzelfall zu entscheiden, wie dasselbe verwirklicht ist, ob die beiden Plättchen an den Rändern der Gitteröffnungen sich vereinigen u. dgl. Eine Reihe von Fragen hinsichtlich der Details des Baues der Balken mußte ich unbeantwortet lassen, da meiner Meinung nach zur Lösung derselben die Technik und die vergleichend-anatomische Betrachtung besonders genau durchgebildet werden müssen.

Den dritten Bestandteil der Balken stellen Bindegewebsfasern dar. Ich bezeichne dieselben als »Bindegewebsfasern« ausschließlich auf Grund ihres Färbungsvermögens mit Fuchsin und dem Gemisch von VAN GIESON; weder Orcëin noch das Gemisch von WEIGERT färben dieselben.

Auf einem nach VAN GIESON gefärbten Querschnitt sind zwischen den Plättchen und den Pigmentzellen, die einen Balken bilden, grellrot gefärbte Punkte zu erkennen — die Querschnitte der Bindegewebsfaserbündel. Auf Frontalschnitten laufen die Fasern in mehr oder weniger dicken Bündeln circulär, entsprechend der allgemeinen Gestalt des Kammerdreiecks (Fig. 2, Taf. XIX). Je dünner die Bündel sind, desto weniger intensiv ist ihre Färbung, so daß auf Frontalschnitten sie schwer von den Fibrillen der Plättchen selber unterschieden werden. Die größte Anzahl dieser Fibrillen ist in der Schicht des Kammerdreiecks, welche den SCHLEMMschen Kanal begrenzt, vorhanden (Textfig. 3 *T.S.i*); sie ist von H. VIRCHOW als »bandartige Schicht« bezeichnet worden. Die einzelnen Fasern verlaufen von einem Bündel in das andre, sowohl in der Horizontal- als auch in der Vertikalebene. Sie sind jedoch stets in den Balken des Gewebes des Kammerdreiecks eingeschlossen; weder in den Spalten selber, noch auf der gegen diese gerichteten Seite der Plättchen sind sie vorhanden. Wenn von Spalten zwischen den Balken die Rede ist, so sind dieselben auf meridionalen Schnitten zu verstehen. Auf Frontalschnitten läßt sich erkennen, daß die Faserbündel, im Falle sie auf ein Lumen zwischen den Plättchen stoßen (Fig. 2, Taf. XIX), frei durch dasselbe verlaufen.

In den Bälkchen des Kammerdreieckgewebes sind zwei Arten von Melanophoren enthalten. Die Mehrzahl derselben stellt verzweigte, mit ihren Fortsätzen vereinigte Zellen dar. Das ganze Protoplasma ist mit Körnchen schwarzen Pigments, welches den Kern verdeckt, dicht angefüllt. In circulärer Richtung ist der flache Körper der Melanophoren von einigen helleren Linien durchzogen, welche die Druckspuren der circulären Bindegewebsfasern darstellen. Ich weise darauf hin, daß SCHWALBE eine gleiche Erscheinung in den Pigmentzellen der Suprachoriodea des Menschen beschrieben hat (Fig. 13, Taf. III der Arbeit von SCHWALBE [35]).

Die Melanophoren der vorderen Fläche des Kammerdreiecks zeichnen sich vor allen andern durch ihr endothelartiges Aussehen aus (Fig. 3, Taf. XIX). Sie stellen vieleckige, miteinander zu breiten Plättchen vereinigte Zellen dar, an denen die Zellgrenzen dank dem Vorhandensein von kleinen rundlichen Lücken unterscheidbar werden. Auch diese Melanophoren weisen Abdrücke der Bindegewebsfaserbündel auf, jedoch entsprechend der geringeren Zahl der Fasern in den vorderen Bälkchen in beträchtlich geringerer Anzahl. Wie die Fig. 3, Taf. XIX dartut, werden die Eindrücke nicht nur von den circulär verlaufenden Fasern hervorgerufen, sondern auch von denjenigen, welche aus dem Kammerdreieck in einem Winkel zur Verlaufsrichtung der ersteren gegen die Iris sich erstrecken.

Beide Arten von Melanophoren haben flache ovale Kerne.

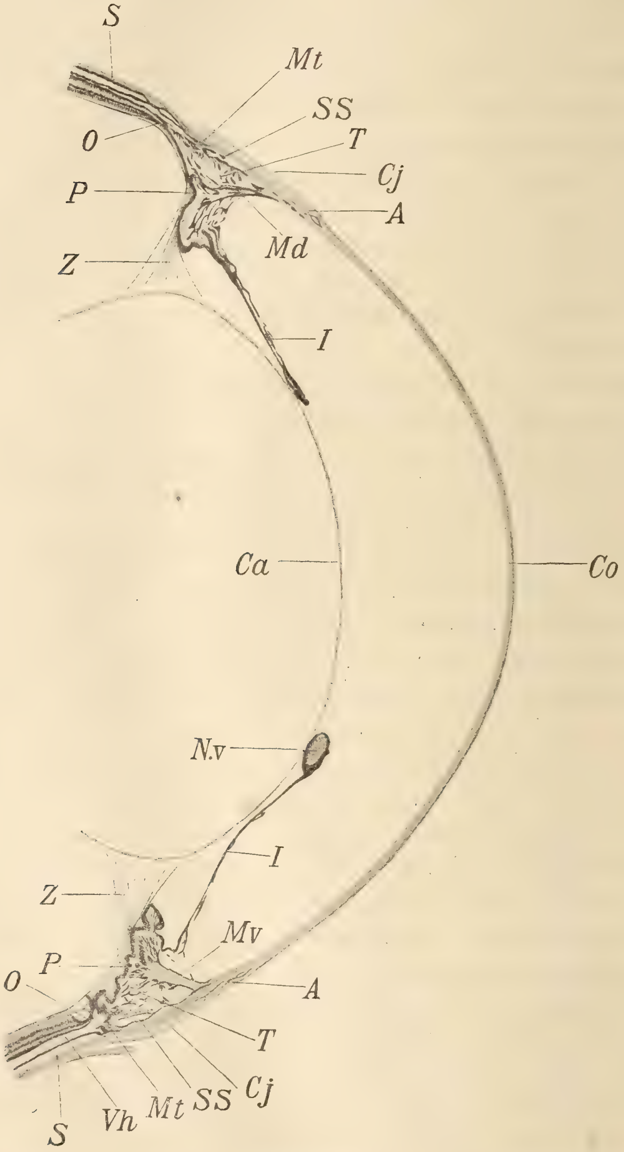
Die Bälkchen des Kammerdreieckgewebes sind beiderseits von Endothel bedeckt. Der Zellleib dieser Zellen erreicht nur in Ausnahmefällen eine derartige Dicke, daß er auf Querschnitten deutlich von dem das Bälkchen bildenden Plättchen unterschieden wird. Das Vorhandensein von Endothelzellen kann gewöhnlich sowohl an Querals auch an Frontalschnitten nur aus den Kernen erschlossen werden, welche wie die der Melanophoren oval, jedoch noch mehr abgeflacht sind. Soweit aus den Kernen geschlossen werden kann, bedeckt das Endothel die Balken kontinuierlich, seine Zellen wölben sich sogar schwimmhautartig in die Spalträume (Fig. 3 *Z*, Taf. XIX) der Gitter vor oder begleiten die circulären Bindegewebsbündel, wo letztere durch ein derartiges Lumen hindurchziehen (Fig. 3, Taf. XIX). Die gegen die vordere Kammer gerichtete äußere Oberfläche des vorderen Bälkchens ist von einem ebensolchen flachen Endothel bekleidet und dieses hat durchaus keine Ähnlichkeit mit dem Epithel der Descemetschen Membran.

Hinsichtlich der schwimmhautartigen Anordnung der Endothelzellen an den Rändern der Plättchen offenbart der Frosch auch wieder eine Ähnlichkeit mit den Säugetieren. Schwalbe bildet z. B. in der bereits zitierten Arbeit ein ähnliches Verhalten im Kalbsauge ab (Fig. 22, Taf. XIII der Arbeit von Schwalbe [35]).

Sich allmählich verfeinernd (Textfig. 3 *La*), verliert sich das vordere Bälkchen in der Iriswurzel unter der äußeren Oberfläche der letzteren. Dasselbe trifft die Iris stets distal von der Schicht der goldschillernden Zellen. Die folgenden Bälkchen gehen in die Iris bereits proximal von der erwähnten Zellschicht über. Die hintersten Bälkchen vereinigen sich mit dem reticulären Gewebe der Grundplatte des Ciliarkörpers, wobei das Kammerdreieckgewebe dem reticulären Gewebe sehr ähnlich erscheint: die Plättchen des ersteren erscheinen stark reduciert, während die Endothelzellen den Zellen des reticulären Gewebes gleichen; hier treten auch die Fibrillen des letzteren auf. Nichtsdestoweniger halte ich es noch für verfrüht, eine Übereinstimmung des reticulären Gewebes und des Kammerdreieckgewebes zu behaupten.

Das letztere Gewebe weist auf den von der Sclera-Corneagrenze am meisten entfernten Stellen einen für dasselbe typischen Bau auf. Derartige Stellen nehmen die Mitte zwischen den mittleren Gebilden des Ciliarkörpers und seinem temporalen bzw. nasalen Abschnitt ein. In der Mitte des oberen und unteren Abschnittes behält das Kammerdreieckgewebe seine charakteristischen Eigenheiten, seine Anordnung ändert sich jedoch infolge der Anwesenheit besonderer Muskeln — Musculus protractor lentis dorsalis et ventralis.

Beide Muskeln sind von gleicher Größe und gleicher Gestalt und bestehen aus glatten Muskelfasern. Der Musculus protractor lentis dorsalis ist im oberen Fortsatz des Kammerdreiecks (s. S. 337),



Textfig. 5.

Senkrechter Schnitt des rechten Auges von *Rana fusca*. Sublimat. Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 21mal. *A*, Annulus pericornealis; *Ca*, Capsula lentis; *Cj*, Conjunctiva bulbi; *Co*, Cornea; *I*, Iris; *Md*, dorsaler M. protractor lentis; *Mt*, M. tensor chorioideae; *Mv*, ventraler M. protractor lentis; *N.v*, ventraler Pupillarknoten; *O*, Orbiculus ciliaris; *P*, Processus ciliaris; *S*, Sclera; *SS*, Sinus venosus Schlemmii; *T*, Kammerdreieck; *Vh*, der in der Chorioidea gelegene Stamm der Vena hyaloidea; *Z*, Zonula ciliaris.

der ventrale im unteren Fortsatz gelagert. Beide Muskeln entspringen von der Sclera (Fig. 8, Taf. XIX) und verlaufen einwärts; an der Ursprungsstelle erreichen sie fast die Grenze zwischen Sclera und Hornhaut. Der obere Muskel weicht von der horizontalen Richtung nach unten ab und heftet sich an das reticuläre Gewebe des mittleren Ciliarfaltenkomplexes an. Der untere Muskel weicht nach oben und temporalwärts ab und heftet sich an das reticuläre Gewebe der unteren, mittleren Ciliarfalte an. Auf Querschnitten durch seine Mitte stellt jeder Muskel ein Oval mit horizontalem langen Durchmesser dar oder ist von unregelmäßiger Gestalt, jedenfalls jedoch in dorso-ventraler Richtung abgeflacht. Gegen den vorderen Ansatz verbreitert sich der Muskel und zwar besonders gegen die Hornhaut; infolge wovon sich diese Stelle auf dem Längsschnitt keilförmig darstellt (Fig. 8, Taf. XIX). Der Muskel schiebt sich dabei zwischen Sclera und DESCEMETsche Membran ein. Die Muskelfasern beginnen nicht unmittelbar von der Sclera; zwischen ihnen und dem Scleragewebe ist stets eine kernreiche Schicht zu erkennen, welche der Richtung der Muskelfasern nicht entspricht (Fig. 8, Taf. XIX).

Das gegen den Ciliarkörper gerichtete Muskelende ist gewöhnlich keulenförmig verdickt (Fig. 8, Taf. XIX), in ihm sind die Fasern lockerer angeordnet und divergieren nach den Seiten. Bei *Rana esculenta* entstehen sogar getrennte kurze Bündel.

Die in unmittelbarer Nähe des Muskels gelegenen Bälkchen des Kammerdreieckgewebes zeichnen sich durch eine besondere Anordnung aus (Fig. 1, Taf. XIX). Die die Bälkchen zusammensetzenden Plättchen und Melanophoren sind hier beträchtlich schmäler; das gesamte Gittergerüst gibt seine frontale Anordnung auf und verläuft distalwärts, indem es den oben beschriebenen oberen und unteren Fortsatz des Kammerdreiecks bildet und heftet sich an die Seitenfläche des Muskels an. Letzterer stellt gleichsam ein Attraktionscentrum des gesamten komplizierten Balken- bzw. Plättchensystems dar. Die aus dem Ciliarkörper hervorgehenden Balken tragen besonders Kennzeichen ihrer unmittelbaren Beziehung zum Muskel an sich (Fig. 1, Taf. XIX). Die Plättchen und die Melanophoren sind hier in die Länge gezogen, die Balken selber einander genähert. Indem sie von der Spitze des Muskels divergierend sich zu den Ciliarfortsätzen erstrecken, bilden sie eine Art von Sehne, welche, indem sie sich an das reticuläre Gewebe des Ciliarkörpers anheftet, die Bewegungen des Muskels der Oberfläche der Ciliarfalten übermittelt. Dem entsprechend befestigt sich der Muskel an das reticuläre Gewebe des Ciliarkörpers nicht unmittelbar mit seinen Fasern, sondern vermittels des Balkensystems, welches besonders vollkommen in der oberen Augenhälfte entwickelt ist. Die Regelmäßigkeit seiner Anordnung im unteren Augenabschnitt wird dadurch gestört, daß neben dem unteren Muskel an seiner temporalen Seite der Stamm der Arteria temporalis liegt (Fig. 1, Taf. XIX). Die seitliche Fläche des Muskels ist mit verzweigten Melanophoren bedeckt, welche keine Beziehung zu den Balken des Kammerdreieckgewebes haben.

Die beiden beschriebenen Muskeln sind bisher nicht als solche bekannt gewesen. CARRIÈRE (6) beschreibt den Ciliarmuskel des Frosches in folgender Weise: »Der Ciliarkörper ist mit der Sclera durch einen kleinen Muskel (an Stelle des Ligamentum pectinatum) verbunden.« Die folgenden Forscher nahmen an, daß die Beschreibung von CARRIÈRE sich auf den Musc. tensor chorioideae beziehe. Leider hat CARRIÈRE in seinem Buche keine entsprechende Zeichnung gegeben. Nichtsdestoweniger gibt der in Klammern gestellte Zusatz — an Stelle des Ligamentum pectinatum — das Recht der Annahme, daß der Autor einen der beiden Muskeln gesehen hat. Wenn es sich um den Musc. tensor chorioideae handelte, so müßte eher der Ausdruck »innerhalb des Ligamentum pectinatum« oder »hinter dem Ligamentum pectinatum« erwartet werden.

TH. BEER (3) nimmt an, daß CARRIÈRE vom Musc. tensor chorioideae spricht; während dem bildet TH. BEER selber den erwähnten Muskel — Musc. protractor lentis — auf einem Schnitt durch das Kammerdreieck von *Rana mugiens* ab; doch ist weder im Text noch in der Figurenerklärung ein entsprechender Hinweis.

Sehr nahe der Tatsache war SCHOEBEL (32). Er fand, daß bei vollkommen entwickelten jungen *Ranae esculentae* das Ligamentum pectinatum besonders an den Stellen gut entwickelt ist, wo die Ciliarfalten besonders deutlich hervortreten: »An diesen stärker entwickelten Stellen gewinnt es auf Frontalschnitten den Anschein, als wenn sich von der Cornea ein dieser angehöriger Faserstrang nach der Iris, bzw. dem Ciliarkörper hinzöge. Anfangs glaubte ich hier mit einem Muskel zu tun zu haben, der zwar nicht in derselben Richtung wie der bei andern Tieren in jener Gegend gelegene Ciliarmuskel verläuft, wohl aber demselben entspräche. Zu dieser Annahme, daß das betreffende Gebilde ein Muskel sei, wurde ich hauptsächlich durch den Umstand gebracht, daß nicht in der ganzen Circumferenz das Gewebsstratum in jener charakteristischen Weise entwickelt war. Erst nach vorsichtiger Pikrokarminfärbung, welche auch die schwächsten Muskelbündel ganz typisch gefärbt zeigt, konnte ich mit voller

Sicherheit konstatieren, daß wir es hier mit keinem zum Muskelgewebe metamorphosierten Mesodermderivate zu tun haben, sondern mit einem rein bindegewebigen Gebilde. Es handelt sich eben einfach um stark entwickelte Stränge des Ligamentum ciliare.« Die dieser Beschreibung beigegebene Zeichnung (Fig. 29) stellt einen »Frontalschnitt durch die Augengegend von einem fast ausgebildeten Tiere von *Rana esculenta* — Iris und Ciliarkörper« dar. Die Frontalschnitte von SCHOEBEL entsprechen meinen senkrechten Meridionalschnitten.

Herr Prof. H. VIRCHOW hat mir eine seiner Zeichnungen, welche sich auf seine im Jahre 1884 ausgeführten Untersuchungen über den Ciliarmuskel des Frosches bezieht, überlassen. Auf derselben ist zusammen mit dem Tensor chorioideae auch der Protractor lentis abgebildet. Wie mir Herr Prof. H. VIRCHOW freundlichst mitteilte, so hielt er das dem letzteren Muskel entsprechende Gebilde für einen abgespaltenen Teil des Tensor chorioideae.

Tatsächlich gibt es jedoch, nach meinen Beobachtungen im Kammerdreieck des Frosches zwei vollkommen individualisierte Muskeln, welche eine durchaus andre Lagerung, als der bereits beschriebene M. ciliaris oder M. tensor chorioideae haben. Zur Zeit kennen wir aus andern Wirbeltierklassen kein Gebilde, welches den beschriebenen Muskeln des Frosches analog wäre. Die Gründe, weswegen ich diese Muskeln als Protractoren der Linse bezeichne, sollen später angeführt werden.

Ich kehre zum Gewebe des Kammerdreiecks zurück. Der Teil desselben, welcher einen typischen Bau aufweist mit deutlich ausgeprägten Balken und Melanophoren, welcher den oberen und unteren Fortsatz des Kammerdreiecks bildet und beide Mm. protractores lentis einschließt, nenne ich »Kammeranteil«. Der übrige Gewebsteil, welcher das von den meisten Autoren als SCHLEMMscher Kanal bezeichnete Lumen umgibt, kann die Bezeichnung »Scleraanteil« des Kammerdreieckgewebes tragen. Wenn der Kammeranteil des erwähnten Gewebes sich um die Mm. protractores lentis gruppiert, so weist der Scleraanteil eine charakteristische Struktur dort auf, wo der Sinus Schlemmii entwickelt ist.

Das spaltförmige Lumen, welches ANGELUCCI SCHLEMMschen Kanal nennt, H. VIRCHOW jedoch FONTANAschen Raum, ist meiner Meinung nach tatsächlich der SCHLEMMsche Sinus. Beim Frosch finde ich zwei getrennte Kanäle — Sinus venosus Schlemmii dorsalis und ventralis (Textfig. 5 *SS*). Die größte Breite weisen beide Sinus in der Mitte der oberen und unteren Augenhälfte auf, worauf sie unter allmählicher Verengerung von der Mitte des nasalen und temporalen Abschnittes ihr Ende erreichen. Der dorsale Sinus ist länger als der ventrale und verengt sich gegen die Enden hin allmählicher. Die Lumina beider Sinus nehmen an den temporalen und nasalen Enden einen rundlichen statt eines spaltförmigen Querschnittes an (Textfig. 7 *SS*).

Beide Sinus vereinigen sich einerseits mit den Conjunctivalblutgefäßen, anderseits mit den Chorioidealgefäßen. Auf jeder Serie vertikaler Schnitte läßt sich ein breites Gefäß erkennen, welches die Sclera durchsetzt und sich gewöhnlich näher dem distalen Rande des Schlemmschen Kanals in das Lumen desselben eröffnet. Nicht selten ist dieses Gefäß von ebensolchen Chromatophoren begleitet wie sie die Conjunctivagefäße bedecken. Auf einer Schnittserie habe ich in der Längsrichtung des oberen Kanals vier solcher Verbindungen mit den Conjunctivagefäßen gezählt. Auf einer Serie von Celloidinschnitten, welche, um lückenlose Serien zu erhalten, in einer Dicke von 40—45 μ angefertigt werden müssen, ist das Verbindungsgefäß gewöhnlich gänzlich innerhalb eines einzigen Schnittes gelagert, so daß, um dasselbe wahrzunehmen, die Mikrometerschraube benutzt werden muß.

Injektionspräparate bestätigen das Vorhandensein derartiger Verbindungsgefäße und zwar in derselben Form wie auf einfachen Schnitten. Die Sinus venosi werden bei einer arteriellen Injektion mit Gelatinemassen injiciert, wobei die sie anfüllende Gelatinemasse zahlreiche Blutkörper enthält. Auf nicht injicierten Präparaten werden dagegen rote und weiße Blutkörper äußerst selten im Lumen der Sinus beobachtet.

Weder Schnittserien noch Injektionen offenbaren die geringste Verbindung der venösen Sinus mit der vorderen Augenkammer. Sogar in den Fällen eines zu starken Druckes bei der Injektion, wenn die ganze Chorioidea von einem zusammenhängenden Extravasat eingenommen ist, finde ich gewöhnlich in der vorderen Augenkammer keine Gelatinemassen. Die Flüssigkeit der vorderen Kammer, welche zwischen den Balken des Kammerdreieckgewebes eingeschlossen ist, färbt sich bei dergleichen Injektionen blau, d. h. die wässerige Berlinerblaufärbung diffundiert zum Teil durch die Sinuswand. Leber (20) schließt aus einem umgekehrten Versuch der Injektion von diffusionsfähigem Karmin in die vordere Kammer auf die Fähigkeit der Wandungen des Schlemmschen Sinus, beim Menschen diffundierende Flüssigkeiten durchzulassen. Dasselbe wird offenbar auch beim Frosch beobachtet.

Schwieriger ist es, die Verbindung des Sinus venosus vom Frosch mit den Gefäßen der Chorioidea festzustellen. Eine Injektion hilft in diesem Fall wenig, da zu einer vollen Injektion der Sinus venosi ein so beträchtlicher Druck erforderlich ist, daß die Chorioideagefäße geöffnet werden müssen. Es bleibt nur das Hilfsmittel dünner Schnitte, da das Verbindungsgefäß selber sehr eng ist. Auf dünnen Celloidinschnitten muß natürlich an die Einwirkung des Mikrotommessers und an die Manipulation der Schnittausbreitung gedacht werden. Nichtsdestoweniger halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß der Sinus Schlemmii ventralis durch ein dünnes Gefäß, welches in streng meridionaler Richtung durch den distalen Rand des Musc. tensor chorioideae verläuft, mit der Vena hyaloidea, der Sinus Schlemmii dorsalis dagegen mit den oberen Venenwurzeln verbunden ist. Beide Verbindungsgefäße habe ich mit roten Blutkörperchen angefüllt gefunden. An der Stelle, wo die Art. ophthalmica aus der Chorioidea in das Kammerdreieck übergeht, ist das Lumen des unteren Sinus bis zu einer kaum wahrnehmbaren Spalte verengt.

Von den früheren Forschern hat Lauber (18) besondere Aufmerksamkeit auf den Schlemmschen Sinus des Frosches verwandt. Er studierte denselben nur an Schnittserien. Das Gefäß mit rundem Lumen, welches Lauber für den Schlemmschen Sinus hält, ist ungefähr in der Mitte des Ligamentum pectinatum gelagert; dasselbe ist häufig mit Blut angefüllt; es kommuniziert nicht mit den Conjunctivagefäßen, begibt sich dagegen nach hinten und kann bis zum suprachorioidalen Bindegewebe verfolgt werden. Lauber behauptet, daß er sich nicht getäuscht und den Sinus Schlemmii nicht mit einem Blutgefäß verwechselt habe. Letztere werden desgleichen in der Iris an dem Ciliarrand angetroffen; ihre Lumina sind größer als bei dem angeblichen Schlemmschen Kanal. Zum Unterschied von letzterem kann der Eintritt der letzteren in die Iris verfolgt werden, wobei sie nie so nahe zur Sclera gelagert sind.

Die Fig. 7 der Taf. XXIX—XXX, die der Beschreibung Laubers beigegeben ist, stellt meiner festen Überzeugung nach einen Schnitt durch das temporale Gebiet des Kammerdreiecks vom Frosch dar. Ich glaube volles Recht zu dieser Behauptung zu haben, obwohl Lauber darüber gar keine Angaben macht; der auf der erwähnten Figur abgebildete Schnitt weist kein Balkensystem auf, der distale Rand des Kammerdreiecks ist in einer Höhe mit dem Annulus pericornealis gelegen; der Schnitt ist somit entweder durch den nasalen oder den temporalen Abschnitt gefallen. In dem Glaskörper ist ferner ein Schrägschnitt durch ein großes Gefäß abgebildet, was nur in dem temporalen Abschnitt der Fall sein kann (s. die Arbeit von H. Virchow [36]). Das runde Lumen, welches der Autor für den Schlemmschen Sinus hält, ist nicht von der besonderen Gewebsschicht des Kammerdreiecks begleitet, welche von Angelucci erwähnt wird und von H. Virchow als »bandartige Schicht« benannt worden ist. Seinem Aussehen und seiner Gestalt nach muß dieses Lumen die temporale Arterie der Iris sein (s. unten Irisgefäße). Das fragliche Gefäß kann mithin nicht der Sinus Schlemmii sein, welcher in dem temporalen Abschnitt, in welchem kein typisches Balkensystem vorhanden ist, fehlt. Selbst wenn es nur das Ende eines Sinus wäre (Textfig. 7), so müßten Fasern des M. tensor chorioideae sichtbar sein, welche jedoch auf der Zeichnung des Autors fehlen. Infolgedessen glaube ich, daß ungeachtet aller Versicherungen Lauber den Querschnitt eines Blutgefäßes für den Sinus Schlemmii gehalten, diesen selber jedoch nicht gesehen hat.

Die Fig. 7 auf Taf. XXIX—XXX der Arbeit von Lauber gibt eine Erklärung dafür ab, weswegen der Autor beim Frosch weder die Ciliarfalten, was bereits früher erwähnt wurde, noch den M. ciliaris s. M. tensor chorioideae bemerkt hat. Lauber verfügte über eine Serie horizontaler Schnitte. Die mittleren Schnitte, nach denen gewöhnlich die Beschreibung des Baues des Auges vorgenommen wird, fielen gerade durch den nasalen und temporalen Abschnitt, wo weder Ciliarfalten, noch der erwähnte Muskel, noch der Schlemmsche Sinus, noch das Balkenwerk vorhanden sind.

Wird an einem bereits in Celloidin oder Paraffin eingebetteten Froschauge vorsichtig die Sclera und die Hornhaut entfernt und für die Schnitte nur die Chorioidea und das Kammerdreieck zurückgelassen, so bleiben beide Sinus venosi Schlemmii in Gestalt von Kanälen im Scleraanteil des Kammerdreieckgewebes erhalten. Das Gewebe der inneren gegen den Ciliarkörper gerichteten Wand des Sinus Schlemmii unterscheidet sich beträchtlich von dem Gewebe der äußeren Wand, welche unmittelbar der innersten Scleralamelle anliegt. Das Gebiet des Schlemmschen Sinus ist von der Chorioidea durch die Fasern des M. tensor chorioideae getrennt (Textfig. 3 *Mt*). Am Aufbau des Gewebes der inneren Wand des Schlemmschen Sinus beteiligen sich hauptsächlich die oben beschriebenen circulären Bindegewebsfaserbündel (Textfig. 3 *T.S.i*). Sie bilden hier zwei bis drei der Kanalwand parallele Schichten. Zwischen den Fasern ist eine große Anzahl Pigmentzellen gelagert, welche sich durch ihre flachen, ovalen Kerne unterscheiden. Melanophoren werden sehr selten angetroffen, wo dieselben vorhanden sind, da sind sie gewöhnlich unmittelbar unter der endothelialen Sinuswand gelagert. Infolge der äußerst kompakten Struktur dieses Gewebes habe ich in demselben keine Plättchen, ähnlich den Plättchen des Balkenwerks entdecken können. Die Dimensionen und die Ausdehnung dieser Gewebsschicht hängen vom Sinus ab. Sie endigt zusammen mit dem letzteren im temporalen und nasalen Abschnitt des Kammerdreiecks.

Das Gewebe der äußeren Sinuswand (Textfig. 3 *T.S.e*) bildet eine dünne Schicht zwischen dem Sinusendothel und der inneren Scleralamelle, und zeichnet sich von der letzteren durch eine größere Zahl von Kernen aus, die den Endothelkernen vollkommen gleichen. Um diese Schicht wahrzunehmen, sind möglichst dünne Schnitte erforderlich. Außer Endothelzellen finden sich in derselben circuläre und meridionale Bindegewebsfasern, jedoch in bedeutend geringerer Menge, als in der äußeren Wand. Die Melanophoren bilden einen regelmäßigen Bestandteil dieser Schicht und sind entweder zwischen ihr und dem Sinusendothel (Textfig. 3 *Ps*) gelagert, oder sie trennen die gesamte Schicht von der Sclera. Außerdem ist hier noch ein Element vorhanden, dessen Vorhandensein ich vergeblich in den übrigen Teilen des Kammerdreiecks gesucht habe, nämlich elastische Fasern. Auf einem meridionalen Schnitt sind dieselben entweder schräg oder quer durchschnitten. Sie bilden ein dichtes Geflecht zwischen den Endothelzellen der Schicht und stellen mit den letzteren ein Unterscheidungsmerkmal des Gewebes der äußeren Wand des Sinus Schlemmii dar.

Entgegengesetzt dem Gewebe der Innenwand ist das Gewebe der Außenwand des Schlemmschen Sinus in seiner Ausbreitung nicht auf das Gebiet des Sinus selber beschränkt. Über seine Fortsetzung gegen die Chorioidea hin wird ausführlich bei der Beschreibung des M. tensor chorioideae die Rede sein. Hinter dem proximalen Sinusrande vereinigen sich die Gewebe der äußeren und der inneren Wand. Dasselbe geht auch am distalen Sinusrande vor sich, worauf sich die allgemeine Fortsetzung in der Richtung zur Hornhaut fortsetzt unter Bildung eines Sclerafortsatzes (Textfig. 7 *T.s*) des Kammerdreieckgewebes. Der Sclerafortsatz besteht aus Endothelzellen und elastischen Fasern; Melanophoren und circuläre Bindegewebsfasern fehlen in ihm. Er erreicht die distale Anheftungslinie des Kammerdreiecks an die Sclera und schiebt sich zwischen der letzteren und der Descemetschen Membran vor. Er bildet auch die bereits erwähnte kernreiche Schicht, welche den Ursprung des M. protractor lentis von der eigentlichen Sclera trennt. An dieser Stelle erreicht der Sclerafortsatz fast die Grenze der Hornhaut, d. h. weist die größte Breite auf.

Hinsichtlich des Vorhandenseins des Sclerafortsatzes des Kammerdreieckgewebes beim Frosch muß wiederum auf die Analogie mit dem entsprechenden Gebilde beim Menschen aufmerksam gemacht werden. Im »Lehrbuch der Sinnesorgane« schreibt SCHWALBE: »in einer Entfernung von 0,28 bis 0,32 mm vom vorderen zugespitzten Ende des SCHLEMMschen Kanals beginnt die innerste Lamelle der Substantia propria corneae ihre Berührung mit der DESCEMETschen Membran aufzugeben und sich unter einem spitzen Winkel von letzterer abzuheben, derart, daß zwischen beiden ein Raum entsteht, welcher von einem sehr eigentümlichen, zellenreichen Gewebe erfüllt wird«. Bis hierher ist die Analogie eine vollkommene; der Unterschied besteht in folgendem: »Während jene innerste Lamelle der Hornhaut nunmehr in sanfter Biegung kontinuierlich in die unmittelbar auf der Außenseite des SCHLEMMschen Kanals befindliche Lage der Sclera übergeht, setzt sich jenes zellenreiche Gewebe in das ganz ähnlich beschaffene der inneren Wand des SCHLEMMschen Kanals fort, das dann seinerseits in feste Verbindung mit dem Scleralwulst tritt.«

Beim Frosch fehlt der Scleralwulst und der Sclerafortsatz; »zellenreiches Gewebe« stellt in histologischer und topographischer Hinsicht eher eine Fortsetzung der Außenwand als der Innenwand des SCHLEMMschen Sinus dar.

Das Sinuslumen ist von Endothelzellen mit unregelmäßig gestalteten Kernen umgeben.

Den regelmäßigsten und am strengsten symmetrischen Bau sowie eine große Ausdehnung weisen die Bestandteile der oberen Hälfte des Kammerdreiecks auf. Im unteren Abschnitt wird die Symmetrie hauptsächlich von dem Stamm der Arteria hyaloidea gestört, deren Bogen vollkommen in der temporalen Hälfte des unteren Abschnittes gelegen ist. Die Gewebsbalken bilden um die Muskelschicht der Arterie eine besondere Hülle, in welcher ich keine elastischen Fasern fand. Dessenungeachtet habe ich das Gefäßlumen nie collabiert gesehen. An der Stelle jedoch, wo die Arterie aus der Chorioidea hervortritt und eine Verengerung des Lumens des unteren Sinus hervorruft, ist das Gewebe der Innenwand des letzteren unterbrochen.

Im nasalen und temporalen Gebiet hört zunächst der Sinus venosus auf, nach ihm folgt das Gewebe der Innenwand und darauf auch das Balkenwerk.

Die Dimensionen des Kammerdreiecks vermindern sich auf dem

Querschnitt; sein Gewebe erscheint beim ersten Anblick als eine Fortsetzung der Iris. Die Gewebsplättchen bilden keine Balken, sondern sind dicht beieinander angeordnet, abwechselnd mit Pigmentzellen (Fig. 5, Taf. XIX). Näher zur Sclera behält das Gewebe die Eigenschaften des Gewebes der Außenwand des Sinus Schlemmii, es besteht aus Endothelzellen und elastischen Fasern, und bildet den Sclerafortsatz, welcher sich zwischen Sclera und dem Ende der Descemetschen Membran einschiebt. Die circulären Bindegewebsfaserbündel ordnen sich hier besonders an. Die Mehrzahl derselben bildet eine fast kompakte dünne Schicht (Fig. 5 *F*, Taf. XIX), parallel der Kammeroberfläche des Dreiecks. Am Rande der Descemetschen Membran beginnend, erreicht die Faserschicht die Iriswurzel. Die vorderen Schichten der Iris, das Endothel und die Pigmentzellen schieben sich gegen das Kammerdreieckgewebe vor, wobei sie in einer geringen Entfernung von der Hornhaut sind, nichtsdestoweniger ist ein unmittelbarer Übergang des Endothels der Descemetschen Membran in das Endothel der Vorderfläche der Iris, wie es einige Autoren behaupten, nicht vorhanden. Zwischen beiden bleibt ein schmaler Streifen übrig, welcher mit ebensolchen dünnen Endothelzellen bedeckt ist, wie sie in den Bestand des Kammerdreieckgewebes eingehen.

Es bleibt noch hinzuzufügen, daß in dem temporalen und nasalen Abschnitt das Kammerdreieckgewebe unmittelbar an den Vorderrand der Chorioidea grenzt.

Zu den Bestandteilen des Kammerdreiecks muß der Rand der Descemetschen Membran zugezählt werden. Bei dem oben beschriebenen Verfahren des Entfernens der Sclera vom Kammerdreieck (S. 336) bleiben stets geringe Teile der Peripherie der Descemetschen Membran in Verbindung mit letzterem. Weiter oben habe ich darauf hingewiesen, daß der Rand der Descemetschen Membran den Zusammenhang mit dem Scleragewebe verliert und auf den Sclerafortsatz des Kammerdreieckgewebes übergeht. Gerade das Vorhandensein des Sclerafortsatzes ermöglicht es, das Ende der Descemetschen Membran sogar vermittels derjenigen Färbungen zu verfolgen, welche in gleicher Weise diese Membran und die Sclera färben, d. h. vermittels Hämatoxylin nach Mallory und nach M. Heidenhain.

Die Descemetsche Membran endigt beim Frosch plötzlich im distalen Teil des Sclerafortsatzes des Kammerdreieckgewebes (Fig. 5 *D.t*, Taf. XIX). Auf Querschnitten erscheint der Rand der Membran äußerst mannigfaltig: bald ist er verdünnt, bald behält er die gleiche Dicke bis zum Ende, bald ist er verdickt oder weist Unterbrechungen auf. Die freie Endigung des Randes der Membran läßt sich in der ganzen Ausdehnung des Kammerdreiecks erkennen. Wie bereits oben erwähnt wurde, schiebt sich der Ursprung des M. protractor lentis mit dem Sclerafortsatze des Gewebes zwischen Sclera und Descemetsche Membran ein. Die letztere, bedeckt von ihrem Endothel, begleitet (Fig. 8, Taf. XIX) auf eine kurze Strecke den Muskel. An andern Stellen hört das Endothel früher auf als der Membranrand, welcher den Sclerafortsatz nicht bedeckt, sondern in denselben eindringt. Im oberen und unteren Augenabschnitt, wo das Kammerdreieck weit von der Hornhaut absteht, durchzieht die Descemetsche Membran eine beträchtliche Strecke der hinteren Scleraoberfläche, worauf sie, ohne den distalen Rand des Sinus Schlemmii zu erreichen, endet. Im nasalen und temporalen Abschnitt entfernt sich ihr Rand (Fig. 5 *D.t*, Taf. XIX) nur unbedeutend vom Hornhautrande. Nach diesen Befunden muß somit die Descemetsche Membran des Frosches, von der Fläche betrachtet, einen Teil einer Kugeloberfläche darstellen, deren Rand mehr einem Kreise entspricht, als derjenige der Hornhaut, sich jedoch durch zwei tiefe Einschnitte, oben und unten, entsprechend dem oberen und unteren Fortsatz des Kammerdreiecks, auszeichnet.

Das reticuläre Gewebe, welches die Grundlamelle des Ciliarkörpers bildet, erreicht nur in den Ciliarfalten eine beträchtliche Entwicklung. Im proximalen Teil des Ciliarkörpers ist es vom Epithel durch eine besondere Bindegewebsmembran, welche ich der von Iwanoff und Arnold (17) beschriebenen Glasmembran des Ciliarkörpers vom Menschen gleichwertig halte, getrennt. Beim Frosch stellt nach meinen Beobachtungen die Glasmembran des Ciliarkörpers (Fig. 5 *Mh*, Taf. XIX) wie beim Menschen eine direkte Fortsetzung derselben Membran der Chorioidea dar und behält noch im Gebiet des Orbiculus ciliaris die Dicke der letzteren. Im Ciliarkörper verdickt sich die Glasmembran und verdünnt sich nur allmählich zu ihrem Ende hin. Diese Membran, welche mit dem Gemisch von van Gieson sich grell rot färbt, wird in sämtlichen Abschnitten des Ciliarkörpers angetroffen; ihre Dimensionen hängen von dem Entwicklungsgrade des letzteren ab. In distaler Richtung erreicht sie die Hälfte der Länge der Ciliarfalten. Die Öffnung, durch welche die Glaskörpervene hindurchtritt, begrenzt diese Membran nur von unten, bis zur Öffnung der Arterie reicht sie jedoch nicht heran.

Sowohl in den Ciliarfalten als auch in den Zwischenräumen zwischen ihnen enthält das reticuläre Gewebe eine große Anzahl von Capillargefäßen. Im reticulären Gewebe und sogar in den Zwischenräumen zwischen den Balken des Kammerdreieckgewebes lagern Leucocyten. Die Mehrzahl derselben ist rund mit einem einfachen oder polymorphen, exzentrisch gelegenen Kern. Andre waren augenscheinlich während der Bewegung fixiert, ihr Körper erscheint in Fortsätze ausgezogen, wie es an lebenden Leucocyten beobachtet wird. Bei einigen Froschexemplaren werden im Winkel zwischen dem M. tensor chorioideae (Fig. 8, Taf. XIX) und dem reticulären Gewebe des proximalen Teils des Ciliarkörpers frei im Gewebe liegende rote Blutkörper angetroffen, welche offenbar dahin per diapedesin gelangt sind. Die Erscheinungen der Phagocytose erfolgen hierbei ebenso energisch, wie in den Hämolymphdrüsen. Bei diesen Fröschen habe ich Phagocyten beladen mit drei und vier roten Blutkörpern, welche noch teilweise ihren Kern erhalten zeigen, angetroffen.

In Übereinstimmung mit andern Autoren (GAUPP) finde ich Pigment hauptsächlich in den äußeren, kubischen Zellen des zweischichtigen Ciliarkörperepithels. Die Zellkerne der inneren Schicht sind größtenteils länglich wie die Zellen selber. Bei einigen Froschexemplaren fand ich genau ebensolche lange, keulenförmige Kerne, wie ich sie (30) in den secernierenden Zellen der Froschsamenblase gefunden habe. Genau gegenüber der Anheftungsstelle des M. protractor lentis an die reticuläre Grundlage der mittleren Falten bildet das Epithel der letzteren eine trichterförmige mehr oder weniger flache Vertiefung (Fig. 1, Taf. XIX). Wie bereits oben bemerkt worden ist (S. 340), erreichen die Zellen der Innenschicht in dem Anfangsteil, dort, wo keine Ciliarfalten vorhanden sind, eine besondere Länge.

Musculus tensor chorioideae.

Das Vorhandensein eines dem Ciliarmuskel der höheren Tiere entsprechenden Muskels im Froschauge wurde nicht sofort allgemein anerkannt. MILNE EDWARDS (27) und LEUCKART (21) bezweifeln seine Existenz. Die oben angeführte Anmerkung CARRIÈRES (6) bezieht sich wohl kaum auf diesen Muskel.

ANGELUCCI (1) bemerkte im proximalen Teil des Kammerdreiecks Kerne glatter Muskelfasern und hielt dieses Gebiet für den Ciliarmuskel.

H. VIRCHOW (37) berichtet über den Ciliarmuskel des Frosches mit genauen Angaben der Größe und Lage desselben. Die glatten Muskelfasern heften sich, nach den Beobachtungen des Autors, einerseits an die Sclera, anderseits an die Chorioidea an. Die Verlaufsrichtung der Fasern gibt das Recht, den Muskel als Tensor chorioideae anzusprechen.

Th. Beer (3) bestätigt die Anwesenheit des Ciliarmukels im Froschauge; er findet jedoch nur Muskelfasern und schließt daraus, »der M. ciliaris beim Frosch ist spärlich und dürftig«.

Die negativen Resultate der Arbeit von Lauber (18) änderten wenig die Ansichten in dieser Frage, um so mehr, als wie H. Virchow in seinem Referat anführt, Lauber, auf die älteren Angaben aufmerksam gemacht, späterhin den Ciliarmuskel auf seinen Präparaten fand.

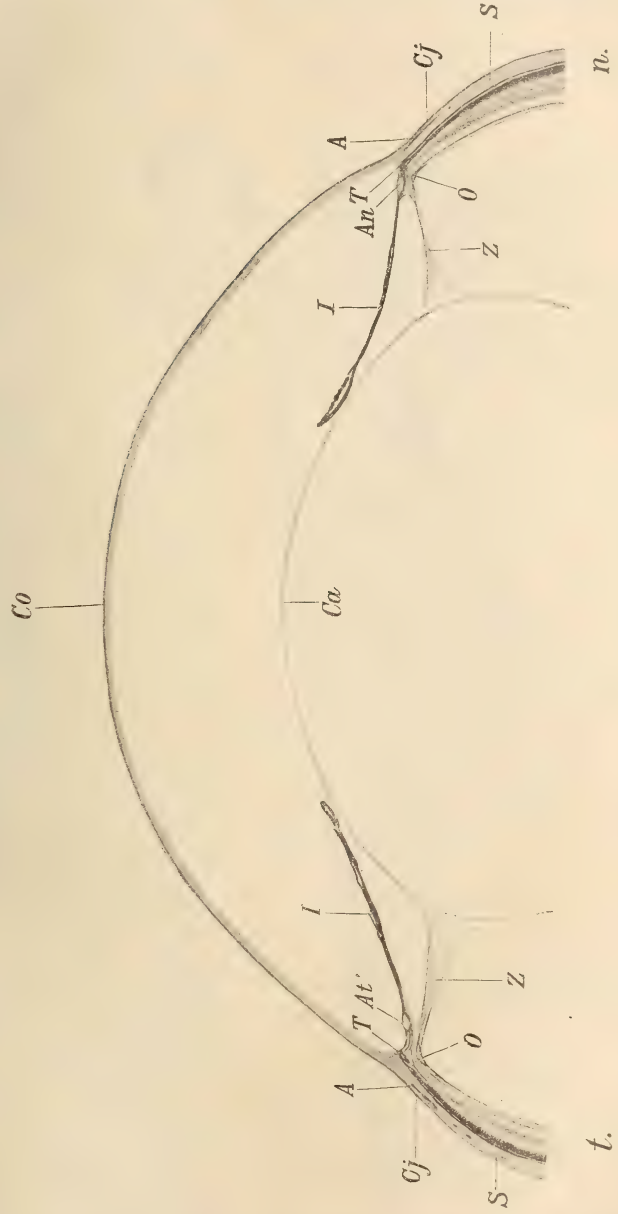
Auf die angegebenen Quellen stützt sich Gaupp in seiner neuesten Beschreibung. Er findet, wie Th. Beer, daß der Muskel häufig von der Sclera durch Pigmentzellen getrennt ist.

Ich finde im Froschauge zwei Ciliarmuskeln, einen Musculus tensor chorioideae dorsalis und einen ventralis. In der Mitte des temporalen und besonders des nasalen Abschnittes sind absolut keine Muskelfasern im Kammerdreieck vorhanden. Beide Mm. tensores chorioideae erstrecken sich in temporaler und nasaler Richtung etwas weiter als die entsprechenden venösen Schlemmschen Sinus. Auf Meridionalschnitten, welche neben der Mitte des oberen und unteren Abschnittes des Ciliarkörpers gelegen sind, werden zwei Arten von Muskelfasern unterschieden — meridionale (Fig. 8 *Mt.m*, Taf. XIX) längsgetroffene und circuläre (Fig. 8 *Mt.c*, Taf. XIX) quergetroffene.

Die meridionalen Fasern beginnen zwischen Sclera und Schlemmschem Sinus, jedoch nicht von der Sclera selber, sondern von der eigenartigen, aus Endothelzellen, Bindegewebs- und elastischen Fasern bestehenden Gewebsschicht, welche als proximale Fortsetzung der Außenwand des Sinus Schlemmii erscheint. Bei der Entfernung der Chorioidea von der Sclera bleiben die Ciliarmuskeln niemals auf der Sclera, sondern sind mit dem erwähnten Gewebe und mit Randfetzen der Descemetschen Membran an der Chorioidea erhalten. In diesem an Kernen und elastischen Fasern reichen Gewebe ordnen sich die von Th. Beer und Gaupp erwähnten Pigmentzellen an. Näher zum temporalen und nasalen Abschnitt entspringen die meridionalen Muskelfasern nicht nur von der Außenwand des Schlemmschen Sinus, sondern auch von der Innenwand (Textfig. 7), so daß das distale Muskelende auf Querschnitten mehr oder weniger zweizipflig erscheint.

Die meridionalen Muskelfasern erreichen die Chorioidea im Gebiet des Orbiculus ciliaris und befestigen sich teilweise an das

Chorioideagewebe, teilweise an die Glasmembran des Ciliarkörpers. Letztere entsendet feine Fibrillen den Muskelfasern entgegen, welche

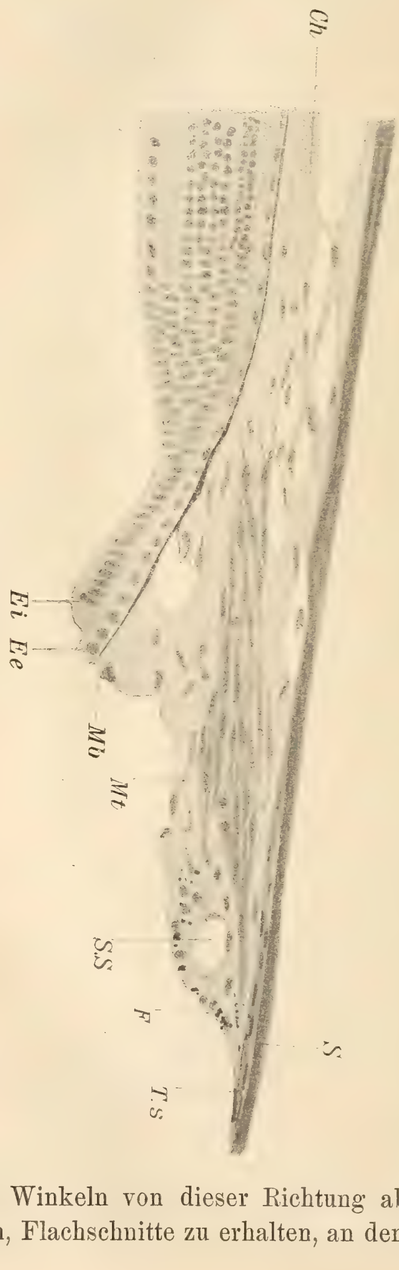


Textfig. 6.

Horizontaler Schnitt des linken Auges von *Rana fusca*, sollte eigentlich horizontal gestellt werden, aber aus räumlichen Gründen in Berücksichtigung der Figurenerklärung senkrecht gestellt. Flemmingsche Flüssigkeit, Safranin. Vergrößerung 24mal. *A*, Annulus pericornealis; *An*, Ast der nasalen A. iridis, ungewöhnlich stark; *At*, Temporale A. iridis; *Ca*, Capsula lentis; *Cj*, Conjunctiva bulbi; *Co*, Cornea; *I*, Iris; *n*, nasal; *O*, Orbiculus ciliaris; *S*, Sclera; *T*, Kammerdreieck; *t*, temporal; *Z*, Zonula ciliaris.

mit dem Gemisch von van Gieson sich ebenso rot färben, wie die Glasmembran selber.

Die circulären Fasern (Fig. 8 *Mt.c*, Taf. XIX) des M. tensor chorioideae ordnen sich an der Innenseite der meridionalen Faserschicht an. Die circuläre Faserschicht wird natürlich nur an streng senkrecht zu ihr gefallenen Schnitten deutlich sichtbar, d. h. bei einer Schnittserie auf den mittelsten Schnitten. Die circulären Fasern bilden eine besondere Gruppe jedenfalls nur in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes. An dem temporalen und nasalen Muskelende dagegen wird zwischen den Kernen meridionaler Fasern nur eine geringe Menge zweifelloser Muskelkerne, die quer durchschnitten sind, angetroffen.



Textfig. 7.

Meridionaler Schnitt durch die Gegend des Kammerdreiecks, welcher den dorsalen Schlemmschen Sinus in der Nähe seines nasalen Endes trifft. Die Orientierung wird durch einen Blick auf Fig. 8 auf Taf. XIX deutlich. Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser und Färbung nach van Gieson. *Rana fusca.* Vergrößerung 300mal. *Ee*, äußere Schicht und *Ei*, innere Schicht des Epithels des Ciliarkörpers; *Ch*, Chorioidea; *F*, circuläre Bündel der bindegewebigen Fasern; *Mb*, Membrana hyaloidea des Ciliarkörpers, welche in die Membrana hyaloidea der Chorioidea sich fortsetzt; *Mt*, M. tensor chorioideae; *S*, innerste Lamelle der Sclera; *S.S*, Sinus Schlemmii; *T.s*, scleraler Fortsatz des Gerüstwerks.

Von der Fläche gesehen stellt der M. tensor chorioideae sich als eine Reihe flacher Bündel dar. Die Meridionalfasern nehmen nur am proximalen Muskelrande eine genau meridionale Richtung an. Näher zur Sclera werden neben den meridional verlaufenden Fasern auch solche angetroffen, die unter verschiedenen Winkeln von dieser Richtung abweichen. Es ist mir nicht gelungen, Flachschnitte zu erhalten, an denen auch die circulären

Fasern sichtbar wären. Was ich hierin gesehen habe, machte den Eindruck, als gesellten sich auch die circulären Fasern, indem sie in proximaler Richtung umbiegen, zu den Meridionalfasern in der Art wie der Sphincter iridis in den Dilatator übergeht. Ich denke mir, daß eine spezielle Untersuchung dieser Frage interessante Resultate ergeben würde.

Auf einem Querschnitt durch den oberen und unteren Abschnitt des Kammerdreiecks stellt sich der Muskel stets als ein derbes ausschließlich aus Muskelfasern bestehendes Gebilde dar. In dem nasalen und temporalen Abschnitt sind die Muskelfasern, besonders da, wo sie den venösen Sinus nicht begleiten, in einzelnen Schichten mit dazwischenliegendem Chorioidealgewebe und Pigmentzellen angeordnet.

Beide Mm. tensores chorioideae erreichen die größte Breite (in meridionaler Richtung) an den Stellen des Kammerdreiecks, wo dasselbe am weitesten von der Hornhaut entfernt ist (s. Textfig. 2). In der Mitte des oberen und unteren Abschnitts gegenüber dem M. protractor lentis beträgt die Breite des Ciliarmuskels nicht mehr als ein bis zwei Muskelfasern. Beiderseits von der Mitte verbreitert sich darauf der Muskel und verschmälert sich erst allmählich in der Richtung zum nasalen und temporalen Ende. Der obere M. tensor chorioideae ist nirgends unterbrochen, der untere weist jedoch eine vollkommene Unterbrechung an der Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea aus der Chorioidea in das Kammerdreieck und eine teilweise Unterbrechung im Gebiet der V. hyaloidea auf. Im letzteren Fall erreichen die Meridionalfasern nur die Außenwand der Biegungsstelle der V. hyaloidea, wobei sie nur in geringer Zahl vorhanden sind. Das circuläre Faserbündel liegt bei gleichbleibender Dicke unmittelbar der Venenwand an.

Die Untersuchungen von Th. Beer.

Die Abhängigkeit der ungleichmäßigen Entwicklung des Corpus ciliare, des Kammerdreieckgewebes, des venösen Sinus und des M. tensor chorioideae von der Anwesenheit besonderer von der Sclera gegen die mittleren Ciliarfortsätze gerichteten Muskeln ist in genügendem Maße augenscheinlich. Solange jedoch die Wirkung beider Linsenprotractoren auf Grund physiologischer Untersuchungen noch nicht genau bekannt ist, erscheint es unmöglich zu bestimmen, in welcher Richtung diese Abhängigkeit sich geltend macht. Zur Zeit ist nur die Möglichkeit gegeben, die bereits vorhandenen Befunde über die Accommodation des Auges der Batrachier in Erwägung zu ziehen, um eine mehr oder weniger wahrscheinliche Vorstellung von der Bedeutung der obenerwähnten Gebilde zu gewinnen.

Der Gedanke, die elektrische Reizung für die inneren Augenmuskeln der Amphibien anzuwenden, ging von Th. Beer aus. Bei einigen Vertretern dieser Tierklasse rückt die Linse bei einer Reizung im Gebiet des Kammerdreiecks allmählich nach vorn vor. Die Raniden jedoch, *Rana esculenta*, *Rana tempororia* und *Rana mugiens*, entbehren nach diesem Autor einer positiven Accommodation, welche bei andern Batrachiern, besonders bei *Bufo*, vollkommen deutlich beobachtet wird.

Th. Beer stellt die Fähigkeit der positiven Accommodation in Abhängigkeit von der Wirkung des M. tensor chorioideae. Dieser Ciliarmuskel soll nach der Meinung des Autors die Chorioidea anspannen und damit den Druck im Glaskörper steigern. Die Linse gibt als bewegliche Wand dem Druck von seiten des Glaskörpers nach und rückt vor, wobei sie die Iris vor sich herschiebt. Infolge der Wirkung des Ciliarmuskels vertieft sich die Hornhautirisbucht; in dieselbe fließt die Flüssigkeit der vorderen Kammer der Bewegung der Linse und der Iris nachgebend ab. *Salamandra*, *Triton*, *Bufo* besitzen einen gut entwickelten M. tensor chorioideae und accommodieren, der Frosch besitzt dagegen nur Rudimente dieses Muskels und accommodiert nicht.

Der M. tensor chorioideae verläuft von der Sclera zur Chorioidea. Bei seiner Kontraktion muß er folglich die Chorioidea und die Grundlamelle des Ciliarkörpers der Sclera nähern. Warum sich hierbei ein Ergänzungsraum für die Flüssigkeit der vorderen Kammer bilden muß, bleibt für mich unaufgeklärt. Wenn der M. tensor chorioideae irgend einen Einfluß auf das Kammerdreieck hat, so müßte er meiner Meinung nach eher die in den Räumen des Kammerdreieckgewebes eingeschlossene Flüssigkeit in die vordere Kammer abfließen lassen. Indem der M. tensor chorioideae die Grundmembran des Ciliarkörpers nach vorn rückt, kann er den Querschnitt des gesamten Kammerdreiecks nur verengen; von einer Vertiefung der Hornhautirisbucht kann gar nicht die Rede sein.

Um mir den Unterschied im Bau der Augen von *Rana* und *Bufo* klar zu machen, untersuchte ich *Bufo cinereus*. Die äußere Betrachtung der Augen von *Bufo* gibt die Möglichkeit sämtliche Baueigenheiten, durch welche sich die asymmetrische vordere Augenhälfte von *Rana* auszeichnet, wahrzunehmen. Ich fand bei *Bufo* beide Mm. protractores lentis in derselben Lage wie beim Frosch, jedoch in einem bedeutend mehr entwickelten Zustande. Das gegen die mittleren Ciliarfalten gerichtete Ciliarende des Muskels zerfällt bei *Rana* nur in kurze Bündel, bei der Kröte dagegen teilt es sich in lange, dünne Muskelfaserbündel, welche nasalwärts und temporalwärts (jedoch nicht nach oben und unten) divergieren und sich an Balken des Kammerdreieckgewebes anheften, welche weit von der Mitte entfernt sind. Das Scleraende des Muskels ist verhältnismäßig mehr verbreitert als bei *Rana temporaria*, *esculenta* und *mugiens*, soviel von der letzteren Art nach den Abbildungen von Th. Beer geschlossen werden kann.

Der M. protractor lentis ist also bei Raniden zwar weniger entwickelt als bei *Bufo*, nichtsdestoweniger ist er vorhanden und das umgebende Gewebe offenbart die Spuren seiner Wirkung. Th. Beer fügt anläßlich des M. tensor chorioideae beim Frosch und seiner mutmaßlichen Funktion hinzu, daß der Mensch Ohrmuskeln hat und dennoch die menschliche Ohrmuschel hinreichend unbeweglich ist. Der Frosch jedoch als ein kleines Tier kann sich wohl kaum einen derartigen Luxus an rudimentären Organen erlauben als der Mensch. Ich halte einen physiologischen Versuch, wie denjenigen von Beer, jedoch mit strenger Lokalisation der Reizung für unumgänglich notwendig. Beer erwähnt in seiner Arbeit nichts von einer derartigen Lokalisation, dagegen gibt er an, daß in Ausnahmefällen er auch beim Frosch ein Vorrücken der Linse beobachten konnte. Der M. protractor lentis erstreckt sich bei *Bufo* dank seinen circulären Bündeln und der breiten Basis weiter seitwärts als der entsprechende Muskel beim Frosch, infolgedessen hatte der Experimentator natürlich in höherem Grade die Möglichkeit, gerade diesen Muskel zu reizen.

Meiner Meinung nach besteht die Funktion der Protractoren der Linse in einem Vorschieben der Spitzen der mittleren Ciliarfalten. Da an diese Spitzen sich die Zonula anheftet, so wird die Bewegung der mittleren Ciliarfalten von einer Bewegung der Linse begleitet und übt eine Einwirkung auf den gesamten Ciliarkörper aus. Wenn im dorsalen und ventralen Abschnitt die Fasern der Zonula ciliaris die Linse nach sich ziehen, so ruft in dem nasalen und temporalen Abschnitt dem entgegengesetzt die Linse eine Verlagerung der Zonulafasern hervor. Es ist nicht schwer wahrzunehmen, daß der ganze Bau des Kammerdreiecks sowie die Anordnung der Zonulafasern für diese vermutliche Bewegung der Linse angepaßt ist. Ich halte es jedoch für überflüssig, mich hier in die Details dieser mechanischen Zweckmäßigkeit einzulassen, solange die Linsenbewegungen beim

Frosch nicht vermittels physiologischer Methoden studiert worden sind. Dem Gesagten muß noch hinzugefügt werden, daß wohl kaum diese Bewegungen nach einem einfachen Schema sich vollziehen, da nur der obere Protractor in der Mitte des betreffenden Abschnitts gelegen ist, während der untere von der Mitte nasalwärts verschoben ist.

Der Glaskörper muß den Bewegungen der Linse folgen. Gerade beim Frosch setzt sich nach der Beschreibung von Retzius (28) der Glaskörper in den Canalis Petiti fort. Der Aufmerksamkeit Retzius' ist auch eine andre bemerkenswerte Erscheinung im Glaskörper des Frosches nicht entgangen. Außer dem System der Zonulafasern, welche sich an die Linsenkapsel anheften, gibt es noch eine große Zahl von Fasern, welche distal von der Ora serrata entstehen und divergierend rückwärts zum Augenhintergrund verlaufen. Sie sind den Zonulafasern in allen Stücken ähnlich und bilden, indem sie den ganzen Glaskörper durchziehen, in ihm gewissermaßen ein Strickwerk. Die proximalen Faserenden heften sich an die Hyaloidea vermittels dreieckiger Verdickungen an. Diese sozusagen retrozonulären Fasern habe ich beim Frosch und der Kröte gesehen. Sie entstehen hauptsächlich auf der hinteren Oberfläche der mittleren Ciliarfalten und verlaufen von da aus divergierend nach allen Richtungen.

Auf den mittleren Meridionalschnitten ist zwischen den Fasern, welche sich an die Kapsel anheften, und den retrozonulären Fasern keine topographische Abgrenzung vorhanden. Der Glaskörper ist somit beim Frosch äußerst fest mit der Zonula und besonders mit demjenigen Teil derselben, welcher zunächst die Wirkung des M. protractor lentis aufnimmt, verbunden.

Den Bewegungen des Glaskörpers muß auch das übrige Gewebe des Augenhintergrundes, d. h. die Retina und die Chorioidea nachfolgen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß dem M. tensor chorioideae eine bedeutende Rolle bei diesen Bewegungen zukommt; letztere erfolgen wohl kaum nach einem einfachen Schema, da der ihnen entsprechende Muskel in den verschiedenen Augenabschnitten einen verschiedenen Bau aufweist. Der temporale und nasale Abschnitt des Auges, in welchen keine Fasern der Ciliarmuskeln vorhanden sind, müssen sich durch eine beträchtliche Unbeweglichkeit auszeichnen.

Da das Balkenwerk des Kammerdreiecks mit dem M. protractor lentis verbunden ist, so vermindert sich bei der Kontraktion des letzteren die Entfernung zwischen den Gittern. Die sich nach vorn bewegende Linse ruft ihrerseits eine Druckerhöhung in der Flüssigkeit der vorderen Kammer hervor. Es ist schwer zu sagen, wodurch dieser hohe Druck kompensiert wird. Eine Vertiefung der Kammerbucht selbst in dem temporalen und nasalen Abschnitt ist ausgeschlossen, da hier keine Fasern der Ciliarmuskeln vorhanden sind, denen man eine derartige Einwirkung zuschreiben könnte.

Der Sinus venosus Schlemmii zeichnet sich beim Frosch durch sein breites Lumen aus; ich denke mir, daß der Grund dieser Erscheinung nicht in der Circulation, sondern in einer mechanischen Beanspruchung zu suchen ist. Das Lumen des Sinus ist besonders dort breit, wo die Flüssigkeit der vorderen Kammer dem größten Druck unterworfen ist. Es ist durchaus zulässig, anzunehmen, daß, wenn die Flüssigkeit der vorderen Augenkammer nicht durch die Innenwand des Sinus diffundiert, sie einen Druck auf dieselbe ausübt und die der Blutkörper entbehrende Flüssigkeit des Sinus verdrängt. Wenn sich die Sache derart verhält, so erklärt sich hiermit der Bau des Gewebes der Innenwand und die Anheftung der Balken an dieselbe unter geradem oder beinahe geradem Winkel.

Schließlich will ich durchaus nicht in Abrede stellen, daß die Verlagerung der Linse in den Versuchen von Th. Beer möglicherweise durch die Reizung des Tensor chorioideae erfolgte.

Bau der Iris.

Die Anwesenheit von Muskelfasern in der Iris ist früher anerkannt worden, als es für den Ciliarkörper geschah. Der Grund lag natürlich in der sichtbaren Kontraktion der Pupille. Die erste Angabe von einem Sphincter findet sich in der Arbeit von Budge aus dem Jahre 1855 (4). Eine genauere Beschreibung des Sphincters sowie des Baues der Iris überhaupt erfolgte von Gruenhagen (11). Nach seinen Befunden ist die hintere Fläche der Iris von einer zweifachen Schicht pigmentierten Epithels bedeckt. Das innere Blatt desselben stellt eine Fortsetzung der inneren Retinaschicht dar und besteht aus polygonalen Zellen mit runden, bisweilen ovalen Kernen. Die Zellen des äußeren Blattes sind spindelförmig und weisen stets einen elliptischen Kern auf. Die Anordnung der spindelförmigen Zellen übergeht Gruenhagen, welcher beständig die Anwesenheit eines Musculus dilatator im Auge der Wirbeltiere bestritt, mit Stillschweigen. Glatte Muskelfasern, welche den Sphincter bilden, findet Gruenhagen bei *Rana temporaria* (wahrscheinlich *fusca*) und *esculenta*. Der Hinweis auf die Anordnung der Muskelfasern kommt bereits Faber (9) zu.

Faber berichtet: »In der Gegend, wo bei den Säugetieren der Sphincter pupillae gelegen ist, sieht man auch bei den Amphibien eine konzentrisch angeordnete Faserung. Dieselbe ist mehr oder weniger stark, am schwächsten bei der Kröte, pigmentiert.« Nach den Messungen dieses Autors haben diese Muskelfasern bei *Rana esculenta* eine Länge von 0,18 mm und eine Breite von 0,0075 mm bei *Bufo* eine Breite von 0,005 mm). Weiterhin schreibt Faber: »Beim Frosch glaubte ich unter dem hinteren Stratum nigrum eine gleichfalls pigmentierte radiäre Faserung wahrzunehmen, während ich bei der Kröte keine solche habe entdecken können.« Darüber, daß diese radiäre Faserung den spindelförmigen Zellen Gruenhagens gleich ist, berichtet Faber nichts. Er richtet unter anderm die Aufmerksamkeit auf das Bindegewebe der Iris und findet, daß dasselbe beim Frosch beträchtlich entwickelt ist.

Fast gleichzeitig mit Faber beschreibt auch Hoffmann (16) den Bau der Iris bei Amphibien. Letzterer findet auch lange spindelförmige Muskelfasern mit einem Kern im verbreiterten Teil der Zelle. Der Kern mißt in der Länge 0,009—0,012 mm, in der Breite 0,0025 mm. Obgleich der betreffende Band der »Klassen und Ordnungen« im Jahre 1878 abgeschlossen ist, die Arbeit von Faber bereits 1876 erschienen war, so bemerkt Hoffmann: »Über den Verlauf dieser Muskelfasern kann ich leider nichts Genaueres mitteilen.«

Im Irisstroma findet der Autor zarte Bindegewebsfasern und sternförmige Pigmentzellen. Sehr genaue Hinweise, welche sich nicht nur auf Literaturangaben gründen, sind in dem »Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie« von Vogt und Jung zu finden: »Die an der Ansatzstelle der Iris entspringenden radiären Muskelfasern, welche den Ciliarfortsätzen entsprechen, erweitern die Pupille, die dem Pupillarrand genäherten, circulären Fasern verengern das Sehloch.« In dem Zeitraum, in welchem das erwähnte Lehrbuch abgefaßt wurde, sind drei Mitteilungen über den Sphincter erschienen, die eine gehört Steinach (33) an, die beiden andern Gruenhagen (12, 13). In diesen Mitteilungen wird entgegengesetzt den negativen Resultaten Koganeïs die Anwesenheit eines Sphincters in der Iris des Frosches, die Spindelform seiner Zellen, die Anwesenheit von Pigment in ihnen, welches zwischen den Muskelfibrillen angeordnet ist, bestätigt. Steinach macht die Angabe, daß hier zuweilen Fasern mit gespaltenen Enden angetroffen werden. Auf Querschnitten ordnen sich die Zellen laut Angabe des letzteren Forschers stellenweise in drei Reihen an parallel der Irisoberfläche. Die hintersten Muskelfasern legen sich an die hintere, pigmentierte Irisschicht an. Letztere Angabe stellt den Unterschied zwischen dem Sphincter beim Frosch und bei höheren Wirbeltieren, bei denen der Sphincter allseitig vom Stroma umgeben ist, fest.

Herzog (15) untersuchte den Irissphincter nicht nur bei erwachsenen Fröschen, sondern auch bei Larven. Merkwürdigerweise findet der Autor den Sphincter nicht in der ganzen Ausdehnung des Pupillarrandes, bei Larven sogar nur auf wenigen Schnitten.

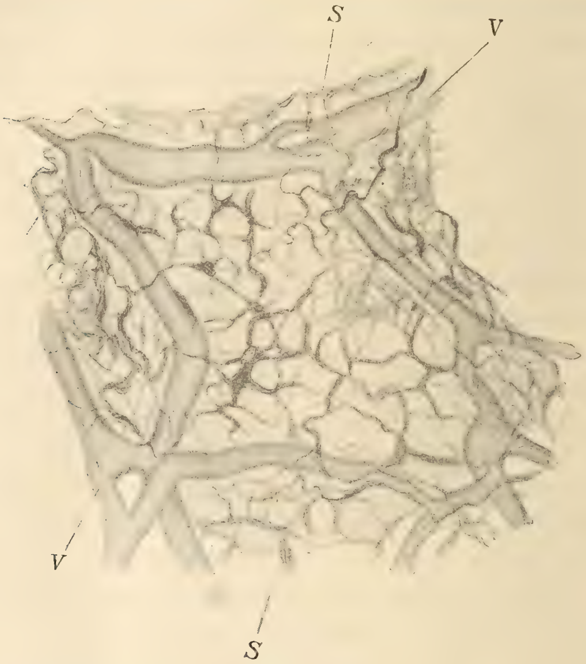
Zum Schluß erübrigt es noch, auf die meisterhafte Wiedergabe der Literaturangaben und die systematische Irisbeschreibung im Buche von Gaupp (10) hinzuweisen, dessen Nomenklatur ich in der weiteren Darstellung folgen werde.

Das Endothel der vorderen Irisoberfläche ist nach Gaupps Angabe zart. Damit sind jedoch meiner Meinung nach seine Besonderheiten nicht erschöpft. Nach meinen Beobachtungen ist dasselbe vollkommen pigmentfrei; seine Zellen erreichen die größte Dicke im Gebiet des Pupillenrandes; in der Richtung zur Iriswurzel werden die Zellen allmählich niedriger; an der Wurzel selber sind es nur dünne auf Querschnitten bloß an den Kernen erkennbare Endothelzellen, welche die Balken des Kammerdreiecks bedecken. Das Verhalten des Endothels zu den aus der Oberfläche der Iris in das Lumen der vorderen Kammer hervortretenden Gefäßen ist für mich unaufgeklärt geblieben. Es werden Gefäße angetroffen, die auf Querschnitten sich auf kurze Strecken hin vollkommen von der Iris abgelöst haben (Fig. 6 *V*, Taf. XIX). Auf diesen Gefäßen ist außer Endothelkernen, welche das Lumen begrenzen, noch eine Schicht äußerer Kerne, welche der äußeren Oberfläche des Gefäßes angehören, zu erkennen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieses äußere Endothel vom Irisendothel herstammt. Die Mehrzahl der Capillargefäße der vorderen Irisfläche liegt jedoch hinter der Endothelschicht, so daß letztere den Teil ihrer Wand bedeckt, welcher aus dem allgemeinen Niveau der Iris hervortritt (Fig. 7 V_2, Taf. XIX).

Die Endothelzellen haben runde oder ovale, jedoch weniger flache Kerne als die Endothelzellen des Kammerdreiecks.

Gruenhagen findet, daß das Endothel der Pupillarzone aus länglichen circulär, d. h. parallel dem Pupillenrande angeordneten Zellen besteht. Auf durch Chlorwasser entfärbten Flachschnitten durch die Iris fand ich keine einzige derartige Zelle; das gesamte Endothel erhält sich bis zum Pupillenrande als eine Schicht polygonaler Zellen mit runden Kernen. Es ist leicht möglich, daß Gruenhagen das äußere Endothel mit den Zellen der Retinaschicht verwechselt hat, welche in der Tat am Pupillenrande spindelförmige Gestalt annehmen.

Wie ich bereits oben beschrieben habe (S. 346, Fig. 3, Taf. XIX), treten auf die Iris Bindegewebsfasern unter einer Krümmung zum Iriscentrum aus dem Kammerdreieck. Die Faseranordnung ist in der Iris von derjenigen im Kammerdreieck durchaus verschieden. Die beste Vorstellung von der Faseranordnung geben in Chlorwasser entfärbte und mit Böhmerschem Hämatoxylin gefärbte Flachschnitte. Das Fasernetz färbt sich mit Hämatoxylin blau. Es besteht aus dicken und dünnen Faserbündeln, wobei die Fasern von einem Bündel zum andern hinüberziehen, sich untereinander verflechten und ein dichtes Netz bilden. Im dorsalen und ventralen Teil der Iris entsprechen die Maschen des Netzes der Größe der goldschimmernden Pigmentzellen. Im temporalen und nasalen Abschnitt, wo keine goldschillernden Zellen vorhanden sind, erscheinen die Maschen eng, länglich, das Netz selber besonders dicht.



Textfig. 8.

Flächenbild des bindegewebigen Netzes der Iris von *Rana fusca* nach der Ausbleichung. Mit 1%iger Chromsäure fixiert, langsam mit Chlorwasser ausgebleicht und mit Böhmerschem Hämatoxylin gefärbt. Vergrößerung 300mal. *S*, Bündel der bindegewebigen Fasern; *V*, Capillaren des vorderen Netzes.

In einiger Entfernung vom Pupillenrande entsprechend dem Ciliarrande des M. sphincter pupillae hört die netzförmige Anordnung auf, es bleiben nur dünne, leicht zickzackförmig gewundene Fäden, welche dem Pupillenrande parallel verlaufen.

Querschnitte zeigen, daß die dickeren Faserbündel vorwiegend an der Grenze zwischen Stroma und Retinaepithel angeordnet sind. Auf dicken Schnitten erscheinen sie als eine kompakte Schicht; möglicherweise hat diese Koganeï (24) gesehen, welcher bei *Triton* und Frosch eine Grenzlamelle zwischen Stroma und Retinaepithel beschreibt. Jedenfalls hat diese Schicht, meinen Beobachtungen nach, nichts gemein mit der Grundlamelle des Ciliarkörpers oder seiner Glasmembran.

Diese Bindegewebsfaserschicht ist desgleichen auch in den Falten der Iris vorhanden (Fig. 7 *P*, Taf. XIX), in welchen sich die Fasern dermaßen dicht anordnen, daß sie eine fast kompakte Kapsel für jedes in je einer Falte verlaufende Blutgefäß bilden (s. Blutgefäße der Iris). Außen liegen den dicken Faserbündeln verzweigte, unpigmentierte Bindegewebszellen mit länglichem Kern an.

Aus der Grenzschicht der dicken Faserbündel treten dünne, nach außen gegen das Stroma verlaufende, Fasern hervor; sie umflechten allseitig die goldschillernden Pigmentzellen. Im temporalen und nasalen Abschnitt der Iris ordnen sich die feinen Fasern zwischen schwarzen Pigmentzellen an. Es bleibt noch das Verhalten der Fasern zu den Gefäßen zu berücksichtigen. Beide Irisarterien besitzen keine Muscularis; sie sind desgleichen von Längsbündeln begleitet, welche ihre Fasern tauschen und ein lockeres, speziell für die beiden Gefäße bestimmtes Geflecht bilden. Elastische Fasern habe ich weder in der Arterienwand noch im Irisstroma gefunden.

Die Grenzschicht der dicken Bündel, welche überall dicht dem Retinaepithel anliegt, stößt unten an den Ciliarrand des M. sphincter pupillae an. In der dem M. sphincter pupillae entsprechenden Zone sind zwischen den goldschillernden Zellen keine Bindegewebsfasern vorhanden. Wie bereits erwähnt, ordnen sich diese hier circulär an, liegen, wie es Querschnitte dartun, dicht der äußeren Muskeloberfläche an und dringen zwischen ihre Fasern ein.

Die Form des Musculus sphincter pupillae hängt von dem Grade der Erweiterung bzw. Verengerung der Pupille ab; so hat er bei erweiterter Pupille die Gestalt eines flachen Ringes. Im temporalen und nasalen Abschnitt erweitert sich der Ring etwas. Im allgemeinen entspricht seine Breite und Lage dem goldfarbenen, die Pupille umgebenden Rande. Sowohl dieser Reif als auch der Sphincter werden vom unteren Pupillarknoten unterbrochen.

Es kann gesagt werden, daß der Sphincter an diesem Knoten entspringt und inseriert, infolgedessen auch der untere Rand der verengten Pupille gerade an der Stelle des unteren Pupillarknotens umgebogen erscheint.

Jedenfalls unterbricht der untere Pupillarknoten den Muskel nicht in dem Maße, daß die Beschreibung von Herzog als den Tatsachen entsprechend angenommen werden kann. Ich glaube, daß seine Behauptung von der Abwesenheit des Sphincters an einigen Stellen der Iris auf einem Mißverständnis beruht, was ich bei der Beschreibung der Augen von Froschlarven zu beweisen hoffe. Hinsichtlich der Gestalt, der Größe und des Pigmentgehalts der Muskelfasern stimmen meine Beobachtungen mit denjenigen von Gruenhagen, Faber und Steinach überein. Auf Flachschnitten finde ich bei erweiterter Pupille die Fasern merklich dünner, länger und ihre Kerne mehr in die Länge gezogen als bei verengter Pupille.

Meine Beobachtungen bestätigen die Angaben Fabers von einer konzentrischen Anordnung der Sphincterfasern; desgleichen muß ich Faber hinsichtlich der radiären Anordnung der spindelförmigen Zellen der vorderen Retinaschicht der Iris beistimmen. Gruenhagen hat diese Zellen auf seinen Zeichnungen vollkommen richtig abgebildet. Auf meinen Präparaten erinnern die Kerne dieser Zellen noch mehr als in den Zeichnungen Gruenhagens an Kerne glatter Muskelfasern, speziell an die Zellkerne des Sphincters; häufig übertreffen sie sogar die letzteren an Länge. Die Schicht radiärer Zellen liegt distal der beschriebenen Schicht dicker Faserbündel, proximal der inneren Epithelschicht an; mit der letzteren bedeckt sie die Irisfalten. Die spindelförmigen Zellen erstrecken sich bis zur Grenze des Ciliarkörpers und der Iris, oder richtiger noch sie bestimmen am besten diese Grenze. In der Richtung zum Pupillarrande erreicht diese Schicht nur den Ciliarrand des Sphincters (Fig. 6 *D*, Taf. XIX). Zwischen letzterem und der inneren Epithelschicht ist eine Schicht polygonaler Zellen mit ovalen Kernen gelagert, welche die unmittelbare Fortsetzung der Schicht spindelförmiger Zellen, die ich für den M. dilatator pupillae halte, darstellt. Die Kerne der inneren Epithelschicht erscheinen auf mit Chlor entfärbten Präparaten wie collabiert. Spezielle Untersuchungen würden hier vielleicht interessante Kernstrukturen finden, wenn dieser äußere Anblick nicht etwa ein Kunstprodukt ist. Die Zellen sind nur in der der Iriswurzel am meisten genäherten Zone polygonal; je näher zum Pupillarrande, desto mehr nimmt ihre Länge zu, wobei ihre konzentrische Anordnung deutlicher hervortritt. Noch interessanter erscheint ihr unmittelbarer Übergang in die Sphincterfasern.

Auf genauen Querschnitten der Sphincterfasern (Fig. 6 *Sph*, Taf. XIX) läßt sich erkennen, daß die hintere Epithelschicht distalwärts umbiegt, indem sie mehr in das Pupillenlumen vordringt als das vor ihr liegende Stroma und sich unmittelbar an die Sphincterfasern anschließt; zwischen ihnen ist weder eine Abgrenzung noch eine bindegewebige Zwischenschicht vorhanden. Die Epithelzellen des Pupillarrandes selber haben ebensolche in die Länge gezogene Kerne wie die Sphincterfasern. Eine derartige Verbindung des Sphincters mit dem Epithel bleibt auch bei vollkommen erwachsenen Fröschen beider Art erhalten.

Die Aufeinanderfolge der Schichten am Pupillarrande (Fig. 6, Taf. XIX) ist dem Gesagten gemäß somit folgende: 1) Retinaepithel ausgezeichnet durch spindelförmige Zellen (*Ei*), 2) Epithel als Fortsetzung des Dilatators (*Ee*), 3) Sphincter (*Sph*). Zwischen den letzteren zwei Schichten ist keine bindegewebige Zwischenschicht zu erkennen (s. STEINACH).

Die epitheliale Herkunft des M. sphincter pupillae vom Frosch wird von HERZOG behauptet. Da jedoch der Autor das Gebilde, welches er für den Sphincter hält, nur an einigen Stellen findet, so sind seine Befunde mit Vorsicht aufzunehmen, natürlich nur hinsichtlich des Frosches. Daß sowohl der Sphincter als auch der Dilatator während der embryonalen Entwicklung aus dem Epithel entstehen, dafür spricht eine Reihe von Untersuchungen, von denen ich hier nur auf die Arbeit von SZILI (31) hinweise. Auf der Fig. 4 dieser Arbeit, welche einen radiären Schnitt durch die Irisanlage bei einem menschlichen Embryo von 24 cm Länge darstellt, ist das Verhalten des Epithels, der Dilatatoranlage und der Sphincteranlage zueinander ein genau eben solches wie beim erwachsenen Frosch. Nach den Angaben von SZILI ist sogar noch beim Neugeborenen der Musculus sphincter iridis am Pupillarrande in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Epithel, wodurch das morphologische Interesse für das Vorhandensein eines derartigen Zusammenhanges beim erwachsenen Frosch bestimmt wird. Dem letzteren fehlt nur der Randsinus der Autoren. Ich finde ihn freilich beim Frosch ebenso, wie ihn auf der angeführten Zeichnung SZILI angibt, ich bin jedoch nicht davon überzeugt, daß dieser beim Frosch ein normales Lumen darstellt und nicht ein Kunstprodukt. Ich habe dieses Lumen nicht längs des ganzen Pupillarrandes der Iris, sondern nur in der Mitte des oberen Randes gefunden.

Im oberen Pupillarrande von *Rana esculenta* verdickt sich die Epithelschicht an der Umbiegungsstelle zum Sphincter und bildet einen runden Höcker. In dem ihm anliegenden Stroma bilden feine Bündel circulärer Fasern ein dichteres Geflecht als in den andern Abschnitten der Pupillarzone.

Zu der gegebenen Beschreibung der äußeren Form des unteren Pupillarknotens müssen einige Details der Terminologie hinzugefügt werden. Ich erachte es für zweckmäßig die Fläche des Knotens, vermittels welcher er sich an die Iris anheftet, als Basis zu bezeichnen. Die hintere Fläche des Knotens, mit der er der Linsenkapsel anliegt, nenne ich Kapselfläche. Außerdem kann noch eine seitliche Fläche, welche teilweise der hinteren Fläche der Iris anliegt, teilweise frei ist und von der Flüssigkeit der vorderen Kammer bespült wird, sowie ein distales und ein proximales Ende unterschieden werden.

Auf einem Horizontalschnitt stellt der untere Knoten ein abgeflachtes Oval dar; die Basis des Knotens ist schmäler als er selber. Indem er zwischen Iris und Linsenkapsel gelegen ist, hebt er die erstere von der letzteren ab und gibt damit der Kammerflüssigkeit die Möglichkeit in den sich bildenden Raum abzufließen. Das Stroma des unteren Pupillarknotens besteht aus sehr derbem Bindegewebe (Fig. 10, Taf. XIX): in demselben werden die einzelnen regellos durcheinander geflochtenen Fasern mit Mühe unterschieden. In den schmalen, eckigen Spalten lagern wenig verzweigte mehr oder weniger mit schwarzem Pigment angefüllte Zellen. Die Fasern quellen unter der Einwirkung von Säuren und werden durch das VAN GIESONsche Gemisch rot gefärbt. Die bindegewebige Natur des Stroma wird auch dadurch bestätigt, daß einzelne Faserstränge desselben sich mit dem Irisstroma verbinden (Fig. 10, Taf. XIX).

Die Seiten- sowie die Kapselfläche sind von stark pigmentiertem Epithel bedeckt, dessen Bau sogar auf entfärbten Präparaten große Schwierigkeiten für die Untersuchung bietet. Die Bindegewebszellen des Stroma häufen sich unmittelbar unter dem Epithel an, die Grenze zwischen ihm und dem letzteren ist schwer festzustellen, da sich das Plasma beider Zellarten in gleicher Weise färbt. Die Kapseloberfläche, welche entsprechend der Linsenkrümmung ausgehöhlt ist, wird von einer Schicht flachen Epithels bedeckt (Fig. 10, Taf. XIX). Das distale Ende und die Seitenfläche sind von einem höheren, stellenweise deutlich zweischichtigen Epithel bedeckt. Am distalen Ende wie überhaupt am Pupillarrande der Iris erstreckt sich das Epithel über das Stroma hinaus (Taf. XIX, Fig. 6). Ungeachtet nur einer Epithelschicht auf der Kapseloberfläche stellt die Epitheldecke des Knotens eine direkte Fortsetzung der Retinaschicht der Iris dar.

Die Sphincter- und Dilatatorfasern reichen bis an die Basis des Knotens heran; auf der Oberfläche desselben werden sie durch eine zweite (äußere) Epithelschicht dort, wo diese vorhanden ist, ersetzt.

Die äußere Oberfläche des Knotens, d. h. eigentlich ein Teil der Iris, der der Basis des Knotens entspricht, weist einen äußerst verschiedenen Bau auf. In den verhältnismäßig seltenen Fällen, wenn der goldfarbene Pupillarreif keine Unterbrechung in der Mitte des unteren Randes erleidet, erscheint der äußere Teil des Knotens als unmittelbare Fortsetzung der vorderen Grenzschicht der Iris mit den für dieselbe charakteristischen goldschillernden Pigmentzellen. Das Stroma des Knotens stellt dann eine eigenartig entwickelte Schicht dicker Bindegewebsfaserbündel der Iris dar. Diese Homologie ist in der Mehrzahl der Fälle weniger augenscheinlich, wenn die äußere Oberfläche des Knotens nur mit schwarzen Pigmentzellen, welche häufig Höcker und Falten bilden, bedeckt ist (Taf. XIX, Fig. 10). In beiden Fällen bedeckt das Endothel der vorderen Irisfläche den Knoten bis zum Rande der Epithelschicht. Im äußeren Teil des Knotens werden mehr oder weniger ins Lumen der vorderen Kammer vorragende Querschnitte durch Capillargefäße angetroffen (Taf. XIX, Fig. 6 *V*). Im Stroma des Knotens sind keine Blutgefäße vorhanden.

Während der Dilatation und Kontraktion der Pupille bewegt sich der untere Knoten (sowie der obere bei *Rana esculenta*) frei auf der vorderen Linsenoberfläche. Das derbe Stroma fühlt sich bei der Zerquetschung zwischen den Fingern als ein festes, knorpelartiges Gebilde an. Die Bedeutung des Knotens beruht offenbar auf dieser Derbheit, da bei der Vorwärtsbewegung der Linse der Druck zunächst größtenteils auf den unteren Pupillarknoten einwirkt. Daß bei den Bewegungen der Linse gerade der Pupillarrand einer besonderen Bildung bedarf, ist sehr wahrscheinlich, da die übrige Oberfläche der Iris bereits eine mechanisch zweckentsprechende Einrichtung in ihren symmetrisch zur Bewegungsachse orientierten Falten hat. Das Umbiegen des unteren Pupillenrandes an der Stelle des Pupillarknotens wird natürlich von einer entsprechenden Beleuchtungsverteilung im Augenhintergrunde begleitet. In diesem Falle kommt wahrscheinlich auch dem oberen Pupillarknoten eine Bedeutung zu. Bei *Bombinator* ist, wie bekannt (Beer), der obere Pupillenrand mit einem bedeutend entwickelten Anhang versehen, welcher die erforderliche Lichtverteilung im Augenhintergrunde bewirkt. Unabhängig davon, ob die erwähnten Anhänge des Pupillarrandes bei *Rana esculenta* und bei *Bombinator* einander homolog sind, muß ihre Rolle die gleiche sein, da beiden keine mechanische Funktion zugelegt werden kann. Bei *Rana temporaria* sind die mechanischen Bewegungsbedingungen der Linse, der Bau des Kammerdreiecks und der Iris denjenigen bei *Rana esculenta* vollkommen gleich, trotzdem entbehrt der obere Pupillenrand eines Knotens. Augenscheinlich ist für die Iris in mechanischer Hinsicht diese Stelle belanglos.

Ich bin weit entfernt meine Untersuchungen für vollständig zu halten; in der vorliegenden Schilderung ist es mir jedoch gelungen, eine genügende Anzahl von Beweisen dafür zu sammeln, daß der Bau der vorderen Hälfte des Tractus uvealis des Frosches seine charakteristischen Eigentümlichkeiten durch die Anwesenheit zweier spezieller Muskeln in demselben für die Bewegung der Linse erhält. Das ganze Kammerdreieck ist jedenfalls für die Kontraktionen der Muskeln angepaßt. Die anatomischen Tatsachen geben jedoch keine direkte Antwort auf die Frage, welche Kräfte das Kammerdreieck und die Linse veranlassen ihre frühere Stellung einzunehmen. Meiner Meinung nach können diese Kräfte nur eine gewisse Elastizität des Kammerdreiecks und der Chorioidea sein.

Blutgefäße der vorderen Hälfte des Tractus uvealis.

Nach der Beschreibung von H. Virchow (36) bildet die Arteria ophthalmica im Kammerdreieck zwei Irisarterien und eine Glaskörperarterie, welche sich von dem Eintritt in den Glaskörper in einem flachen Bogen, dessen Konvexität zur Iris gerichtet ist, krümmt. Auf der beigegebenen Figur eines Präparates mit Altmannscher Injektion liegt der Arterienbogen vollkommen im Gebiet des Corpus ciliare; auf einem Schellackinjektionspräparat ist er in der Iris selber sichtbar. »Das erstere,« bemerkt Autor, »ist vielleicht Folge des Zuges bei der Ausbreitung des Objektes, das letztere Folge des Injektionsdruckes.« Wie aus dieser Bemerkung folgt, hält H. Virchow eine mittlere Lage des Arterienbogens zwischen den Extremen des Präparates, d. h. an der Grenze zwischen Corpus ciliare und Iris für die normale.

Beide Irisarterien, die nasale und die temporale, entspringen von der Glaskörperarterie an einer oder an verschiedenen Stellen. Auf verschiedenen Wegen begeben sich beide Arterien zu dem gleichen

Endpunkt, nämlich zum nasalen Abschnitt der Iris, wo sie sich mit ihren Endverzweigungen vereinigen.

Die temporale Arterie entsendet auf ihrem Verlauf durch den temporalen und oberen Abschnitt der Iris zum Pupillarrande drei große Zweige: im ersten Drittel ihres Verlaufs erstreckt sich die Arterie am ciliaren Rande der Iris, im oberen Gebiet nähert sie sich dem Pupillarrande. Die nasale Arterie, welche nur den vierten Teil der Iris durchläuft, zieht sofort von ihrer Ursprungsstelle in schräger Richtung zum Pupillarrande und entsendet zu demselben zwei große Äste.

Die Endverzweigungen der Arterien selber und ihrer Äste ordnen sich in einem unregelmäßigen Netz an; nur ein schmaler Streif des Pupillarrandes bleibt frei von Gefäßen. In nächster Nachbarschaft mit dieser Pupillarzone zeichnen sich die Capillargefäße durch besondere Feinheit und eine dem Pupillarrande parallele Anordnung aus. Näher zum Ciliarrande werden neben circulären Gefäßen auch radiäre wahrgenommen, noch näher zur Iriswurzel wiegen die letzteren vor. Im Ciliarkörper selber verflechten sich die Gefäße zu einem dichten Netze, welches vermittels Vasa recta mit den Venenwurzeln kommuniziert. In der Iris selber lagern die großen Arterien nach außen von dem Capillarnetz.

Gaupp (10) unterscheidet in der Iris eine Gefäßschicht, welche in ihrer bindegewebigen Grundlage den M. sphincter pupillae und zahlreiche Gefäße einschließt.

Mein Ziel war zunächst, das gegenseitige Verhalten und die Anordnung der Gefäße in der Iris klar zu legen, infolgedessen ich die Altmannsche Methode der Corrosionsinjektionen beiseite ließ und mein Hauptaugenmerk auf Schellackinjektionen und solche mit blauer Gelatine richtete. Das erste Verfahren gibt instruktivere Präparate, bei der Austrocknung der Präparate aber nach der Corrosion platzt häufig der Schellack, und die Präparate verderben dann in kurzer Zeit. Die blaue Injektionsmasse von Dr. Grübler hält eine längerdauernde Entfärbung in Chlorwasser aus, ohne ihre Farbe und Konsistenz einzubüßen. Schwerer ist es hierbei das Gewebe der Iris selber zu erhalten, da das Chlorwasser dasselbe in beträchtlichem Maße maceriert.

Ich finde die Gefäßverteilung in der Iris und dem Corpus ciliare ungefähr wie sie H. Virchow gesehen hat. Ich will hier nur etwas mehr die speziellen Kennzeichen der einzelnen Teile des Gefäßnetzes berücksichtigen. Hierbei ist es erforderlich nicht nur das Gefäßsystem der Iris und des Corpus ciliare zu betrachten, sondern auch die Vasa recta der Chorioideae (Taf. XX, Fig. 11), welche mit ihnen ein zusammengehöriges Ganzes bilden. Die Iris hat ihre eignen Vasa recta. Die letzteren verlaufen längs der Kante der Irisfalten (Taf. XIX, Fig. 7 V_1). In der Regel enthält jede Falte ein Vas rectum, in den Falten des oberen und unteren Abschnittes jedoch finden sich zwei und sogar drei Gefäße. In den nasalen und temporalen Falten verzweigen sich die Gefäße erst im Ciliarkörper. In den dorsalen und ventralen Falten beginnen die Verzweigungen bereits in der Iris selber in dem breiteren Teil der Falten. Die Vasa recta verbinden sich außerdem mit dem äußeren Netz vermittels nach vorn und außen verlaufender Verzweigungen.

Das äußere Netz unterscheidet sich von den Randschlingen durch seine lockerere Anordnung; es weist die breitesten Maschen in dem temporalen und nasalen Abschnitt auf (Taf. XX, Fig. 11). Seine Capillaren erscheinen bei den Injektionsverfahren bedeutend dicker als die Vasa recta iridis, was auch auf Durchschnitten wahrgenommen wird. Ich bezeichne dieses Netz als »äußeres« in Berücksichtigung seiner Lagerung zu den Vasa recta. Der größte Teil seiner Capillaren liegt im Irisstroma zwischen den Pigmentzellen, ein Teil jedoch vor denselben, wobei sie sich mehr oder weniger in die vordere Kammer vorwölben. Die von GAUPP erwähnte Gefäßschicht ist nur im Ciliarteil der Iris vorhanden. In dem übrigen Teil werden nach innen von den Pigmentzellen nur Anastomosen des äußeren Netzes mit den Vasa recta und teilweise Randschlingen angetroffen. In den oberen und unteren Falten reichen nicht alle Vasa recta bis an die Randschlingen; einige von ihnen biegen vorher zur Vereinigung mit dem äußeren Netze um. Die Vasa recta iridis vereinigen sich mit den Capillaren der Ciliarfalten, das äußere Netz vereinigt sich mit dem in den Tälern zwischen den Ciliarfalten gelegenen Abschnitten des Ciliarkörpernetzes.

Das Ciliarkörpernetz entspricht seiner Breite nach vollkommen den Dimensionen des Ciliarkörpers. Am dichtesten erscheint es in dem oberen und unteren Abschnitt desselben, am wenigsten dicht in dem nasalen und temporalen Gebiet. Die Capillaren des Netzes sind eigenartig gekrümmt, die Maschen des Netzes größtenteils in radiärer Richtung ausgezogen. Das ganze Netz stellt eine kompakte, dem Ciliarkörperepithel dicht anliegende Lamelle dar. Infolgedessen können an demselben Abschnitte der Ciliarfalten und solche der Täler zwischen letzteren unterschieden werden. Die Gefäße ordnen sich in der Schicht des reticulären Gewebes an. In den Ciliarfalten liegt das Netz gleichfalls meistenteils unter dem Epithel, nur wenige Gefäße durchziehen das die Falte ausfüllende reticuläre Gewebe. Ins Balkenwerk dringt keine dem Ciliarkörper angehörige Capillare vor.

Der proximale Rand des Ciliarkörpernetzes erreicht den Orbiculus ciliaris, wo von demselben äußerst kurze, durch deutliche Zwischenräume voneinander getrennte Gefäße entspringen. Diese »Vasa orbiculi ciliaris«, wie ich sie nennen will, verlaufen in radiärer Richtung zwischen den proximalen Enden der Muskelbündel des M. tensor chorioideae, wobei sie das Ciliarkörpernetz mit den Vasa recta chorioideae verbinden. Sowohl die Vasa communicantia als auch die Vasa recta chorioideae sind am charakteristischsten im oberen und unteren Augenabschnitt, d. h. im Gebiet der Venenwurzeln (H. Virchow). Im temporalen und nasalen Abschnitt, wo der M. tensor chorioideae fehlt, geht das Ciliarkörpernetz in einer mehr unmittelbaren Weise in das Chorioideanetz über, in welchem bloß im nasalen Abschnitt noch Vasa recta unterschieden werden, während im temporalen die entsprechenden Gefäße rasch den Charakter der Übergangszone der Chorioidea erlangen (Taf. XX, Fig. 11).

Die gegebene Beschreibung bezieht sich auf die Iris von *Rana esculenta.* Für die Zeichnung (Fig. 11, Taf. XX) habe ich desgleichen die Iris von *Rana esculenta* gewählt, da bei ihr das Ciliarfaltennetz deutlich unterschieden wird infolge einer zur Oberfläche des Ciliarkörpers mehr senkrechten Anordnung. In der Iris von *Rana fusca* verteilen sich die Gefäße genau ebenso wie bei *Rana esculenta*; die Capillaren des Ciliarkörpers erscheinen jedoch an Injektionspräparaten stets dicker als bei der letzteren Art. Eine Eigentümlichkeit der Iris von *Rana fusca* stellen zwei dicke Gefäße des äußeren Netzes dar, von denen das eine in der oberen, das andre in der unteren Irishälfte entsteht; beide verlaufen zum nasalen Rande, wo sie sich mit dem Chorioideanetz vereinigen.

Beide Irisarterien entbehren glatter Muskelfasern; der Stamm jedoch, d. h. die Arteria hyaloidea, ist, so lange sie im Kammerdreieck verläuft, von einer deutlichen Muskelschicht bekleidet. An der Austrittsstelle aus der Ciliarfalte in den Glaskörper steht die Arterie in konstanten topographischen Beziehungen zur Vena hyaloidea und dem M. protractor lentis ventralis. Die Vena hyaloidea nimmt im Ciliarkörper eine genau mittlere Lage ein. Ihre nasalen und temporalen Äste liegen, wie erwähnt, auf dem Orbiculus ciliaris. Die Austrittsstelle der Arteria hyaloidea findet sich mehr temporal- und dorsalwärts. In ihre zwei Äste teilt sie sich entweder noch in der Ciliarfalte oder nach dem Austritt aus derselben. Im letzteren Falle bildet das Epithel der Falte über der Verzweigungsstelle einen Vorsprung.

Der Musculus protractor lentis ventralis ist nasalwärts und etwas über der Austrittsstelle der Arterie gelagert.

Die Nerven des Kammerdreiecks.

Auf ihrem Verlauf durch die Chorioidea bis zum Kammerdreieck wird die Arteria hyaloidea von ein bis zwei oder sogar drei, von den Nervi ciliares (s. Gaupp, 10) entspringenden Nervenbündeln begleitet. Im Kammerdreieck ist der Arterienbogen stets von zwei Nervenbündeln begleitet, von denen der eine über der Arterie, der andre unter ihr verläuft. An der endgültigen Umbiegungsstelle der Arterie zum Glaskörper hin verlassen beide Nervenbündel dieselbe und verlaufen den Balken anliegend in circulärer Richtung im Kammerdreieckgewebe. Die weiteren Verzweigungen habe ich nicht verfolgt.

Entwicklung der Pupillarknoten.

Dieses Kapitel macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Ich unternahm eine embryologische Untersuchung nur, um die Herkunft der Pupillarknoten bis zu einem gewissen Grade klar zu stellen. Die Entwicklung der Augen bei Anuren dürfte, soviel ich mich mit ihr habe bekannt machen können, ein spezielles, viele interessante Befunde versprechendes Thema abgeben.

In Anbetracht des komplizierten, nicht radiär symmetrischen Baues des Froschauges verdienen seine sämtlichen Bestandteile in den verschiedenen Entwicklungsperioden ein lückenloses Studium. Das Hauptziel meiner Untersuchungen war das Schicksal der Augenblasenspalte. In der Arbeit von Schöbel finde ich keine sich hierauf beziehenden Hinweise. Schöbel studierte (32) hauptsächlich das Wachstum der Iris. Aus seinen Beobachtungen auf diesem Gebiet erwähne ich nur, daß nach ihm auf Querschnitten die Irisanlage sich während des Wachstums an ihrem Ende zuschärft. In frühen Entwicklungsstadien liegt der Augenblasenrand in einer Höhe mit der Linse. Die Differenzierung der Iris beginnt recht spät und äußert sich darin, daß die Irisanlage auswächst und sich nach außen von der Linse erstreckt.

de Waele (41) berichtet bei der Beschreibung der Gefäße der Froschlarve aus der Zeit, wenn diese sich von ihrer Gallerthülle befreit, über einige Befunde hinsichtlich der Augenblasenspalte. Mit dem Wachstum der Augenblase verlängert sich auch die Spalte. Das durch dieselbe in den Glaskörper eindringende Gefäß teilt sich in zwei Äste, d. h. stellt die Arterie dar. Der Schluß der Augenspalte beginnt am fünften Tage der Embryonalentwicklung und verläuft in der Richtung von vorn nach hinten. Die Glaskörperarterie wird dabei in derselben Richtung verschoben. — Bei einer zehntägigen Larve erreicht der Schluß der Spalte den Ciliarkörper. Da sich zu dieser Zeit auch der distal von der Arterie gelegene Abschnitt schließt, so bleibt letztere in eine Öffnung der Augenblasenwand eingeschlossen. In diesem Stadium werden in dieser Öffnung statt eines Gefäßes zwei — eine Vene und Arterie — beobachtet: »Dès ce moment nous nous trouvons devant un état qui reste celui de l'adulte.« Dieser Schluß, nach meiner Meinung, kann nicht als vollkommen richtig anerkannt werden, da beim erwachsenen Frosch die Vene und die Arterie nicht durch die gleiche Öffnung hindurchtreten.

Für meine Beobachtungen benutzte ich Serien frontaler, horizontaler und vertikaler Schnitte durch Köpfe von Larven der *Rana esculenta*. Nur die beiden letzten Schnittrichtungen, besonders jedoch die horizontale, erwiesen sich als geeignet. In den frühen Stadien kann die Augenblasenspalte nur, nachdem ihre Lage an Horizontalschnitten bestimmt war, aufgefunden werden. Ich beginne die Beschreibung mit einem Embryo von 7,5 mm Länge, bei welchem die Augenblasenspalte bis zum Ciliarkörper geschlossen, jedoch auf der übrigen Strecke bis zum Pupillarrand noch offen ist; sie liegt nicht in der Mitte des ventralen, sondern an der Grenze zwischen ventralem und temporalem Abschnitt; ihre Richtung ist keine vertikale, sondern eine zur Pupille ungefähr radiäre. Die dicht aneinander gedrängten Wandungen der Spalte sind mit pigmentiertem Epithel bedeckt. Ein Lumen weist die Spalte eigentlich nur in ihrem unteren Teil, wo ein dünnes Gefäß hindurchtritt, auf. Von der Eintrittsstelle des Gefäßes bis zur Eintrittsstelle des Nerven verläuft an der Grenze zwischen ventraler und temporaler Augenfläche eine Furche, welche an ihrem distalen Ende tiefer, an ihrem proximalen flacher ist. Diese Furche stellt den letzten Rest des geschlossenen Teils der Augenspalte dar. Sie wölbt sich in die Retinazellschicht vor. In ihr ist stets ein Gefäß wahrnehmbar, welches, wie bereits erwähnt, in den Ciliar- bzw. den Glaskörper eintritt. Der Rand der Augenblasenspalte bleibt auf Querschnitten dick und rund; die Linse ist gerade zwischen dem Blasenrand gelagert.

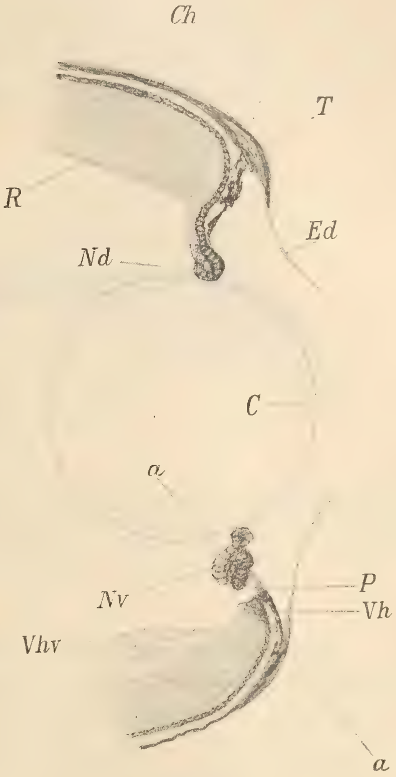
Bei *Rana esculenta* von 11,5 mm Länge ist die Augenblasenspalte bereits am Pupillarrand geschlossen. Im übrigen ist hier nichts Neues im Vergleich zum vorherigen Stadium zu erwähnen. Die Linse ist wie bisher in der Höhe des Pupillarrandes gelegen.

Rana esculenta von 15 mm. Auf der ventralen Fläche ist noch immer die Furche mit dem Gefäß in ihr zu erkennen. Sowohl die Eintrittsstelle des Gefäßes in den Glaskörper als auch die Furche liegen temporal von der Mitte. Der Pupillarrand ist verdünnt, auf Querschnitten zugeschärft mit Ausnahme zweier Stellen. Der untere Rand ist in der Weise verdickt, daß der am meisten verdickte Teil desselben an der Stelle des verschwundenen distalen Abschnitts der Augenblasenspalte d. h. mehr temporal gelegen ist. Eine ebensolche Verdickung findet sich auch am oberen Rand, wobei der mittlere Teil derselben mehr nasal zu liegen kommt als die Mitte des Randes. Die die Verdickung bildenden Zellen sind sowohl auf der vorderen als auch auf der hinteren Irisfläche pigmentiert. Die untere Verdickung hat eine Ausdehnung von 110 μ, die obere eine solche von 100 μ. Während jedoch die untere Verdickung größtenteils kompakt ist, schließt die obere zwischen den beiden Epithellagen einen 20—30 μ langen Spalt ein. Im Lumen des letzteren sind bisweilen zwei bis drei stark pigmentierte runde, der inneren Epithelschicht anliegende Zellen zu erkennen.

Diese beiden Besonderheiten des Pupillarrandes sind noch deutlicher bei *Rana esculenta* von 18—20 mm. Fig. 9 stellt einen Schnitt durch das Centrum der oberen Verdickung dar, wobei die untere und die Arterienöffnung nur teilweise getroffen sind. Da die letztere mehr temporal, die obere Verdickung mehr nasal gelegen ist, so wird damit die Schnittrichtung bestimmt, welche somit in einem Winkel zur senkrechten Ebene steht. Das Aussehen der Verdickungen hat sich kompliziert. Ihre mittleren, dickeren Abschnitte sind von dem übrigen Pupillarrand in Form von runden Knötchen abgegrenzt. Die untere Verdickung wird auf einer Strecke von 120—140 μ, das untere Knötchen nur 50—60 μ angetroffen. Der obere Rand ist in einer Ausdehnung von 110 μ verdickt; das obere Knötchen hat in frontaler Richtung eine Längenausdehnung von 40 μ. Im gegebenen Stadium ist der Größenunterschied zwischen den beiden Knötchen nicht so groß als zwischen den aus ihnen entstehenden Pupillarknoten des erwachsenen Frosches.

Das untere Knötchen weist noch eine Besonderheit auf. Dasselbe besteht aus zwei Teilen (Textfig. 9), einem eparteriellen und einem Pupillenteil. Der erstere ist dicker, in der Mitte gewöhnlich weniger pigmentiert als an der Peripherie und besteht aus mehr als zwei

Zellschichten. Der Pupillenteil besteht aus zwei gleich intensiv pigmentierten Epithelblättern. Das obere Knötchen hat seinen Sinus bewahrt, das untere ist kompakt; in den seitlichen Teilen des ersteren Knötchens ist ein geringes Auseinanderweichen der Blätter zu erkennen.



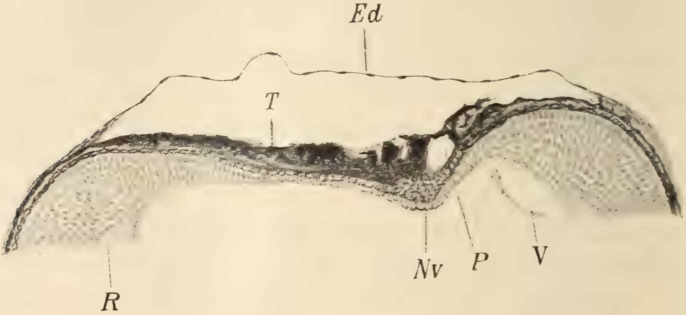
Textfig. 9.

Meridionaler Schnitt in der Richtung der Augenblasenspalte. Larve von *Rana esculenta*, 18 mm lang. Sublimat + Chromsäure. Boraxkarmin. Vergrößerung 107mal. *aa*, Linie, welche die Schnittrichtung von Fig. 10 angibt; *C*, Capsula lentis; *Ch*, Chorioidea; *Ed*, Endothel der Membrana Descemetii; *Nd*, obere Verdickung des Randes der sekundären Augenblase; *Nv*, untere Verdickung des Randes der sekundären Augenblase; *P*, Durchtrittsstelle der A. hyaloidea; *R*, Retina; *Vhv*, ventraler Ast der V. hyaloidea; *Vh*, tangential getroffene Wand der V. hyaloidea an der Durchtrittsstelle durch die Augenblase (S. 383); *T*, Anlage des Kammerdreiecks.

Die Öffnung, durch welche die Gefäße in den Glaskörper eintreten, ist in ihrer oberen Hälfte rund, in der unteren spaltförmig. Durch die obere Hälfte tritt die Arterie hindurch. Fig. 9 stellt einen Schnitt dar, dessen Ebene von der Frontalebene des Auges abweicht. Der Schnitt hat die Arterienöffnung sowie die darüber liegende Verdickung getroffen, infolgedessen die gegenseitige Lagerung beider besonders deutlich ist. Die Arterie tritt in den Glaskörper temporal von der Verdickung ein, letztere ist im Auge temporalwärts gelegen.

Die spaltförmige untere Hälfte der Öffnung ist von der Vene eingenommen; erstere setzt sich in eine kurze Furche, das Rudiment der Augenblasenfurche früherer Stadien, fort. Sowohl die Furche, als auch die spaltförmige venöse Hälfte der Öffnung sind durch den Pigmentgehalt ihres Epithels, einer Fortsetzung des äußeren Blattes der Augenblase, zu erkennen. Auf Vertikalschnitten ist die Venenöffnung vollkommen in einem Schnitt (10 μ) gelegen, sie stellt hier einen, das Epithel des Ciliarkörpers durchsetzenden Pigmentfleck (Textfig. 9 *Vh*) dar.

Erst auf diesem Stadium können die Iris- und Ciliarkörperanlagen voneinander unterschieden werden. Die Iris ist an der Pigmentierung der inneren Epithelschicht zu erkennen, während in der Ciliarkörperanlage die letztere frei von Pigmentkörnchen ist. Dort, wo keine Verdickungen sind, d. h. im nasalen und temporalen Abschnitt, bleibt die Iris auf Querschnitten dünn und zugeschärft. Beide Knötchen stellen eine Verdickung ausschließlich der Iris dar, und nehmen die ganze Breite derselben ein.



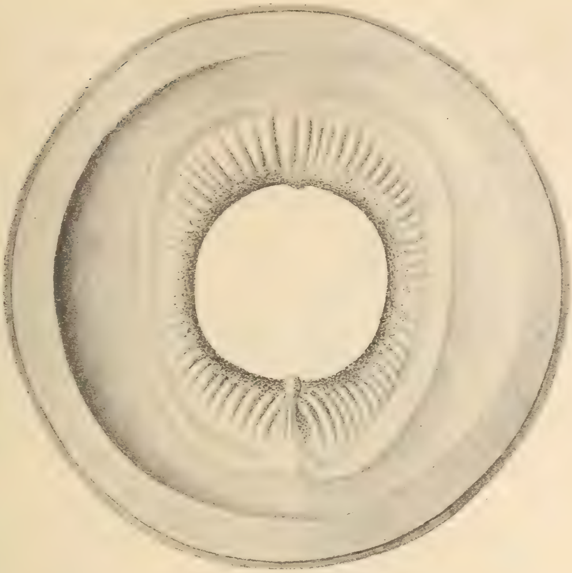
Textfig. 10.

Schnitt durch das Auge einer 20 mm langen Larve von *Rana esculenta.* Die Schnittrichtung wird durch eine Linie *aa* der Textfig. 9 gegeben. Sublimat + Chromsäure. Boraxkarmin. Vergrößerung 107mal. *Ed,* Epithel der Membrana Descemetii; *Nv,* untere Verdickung des Randes der sekundären Augenblase; *P,* Durchtrittsstelle der A. hyaloidea: *R,* Retina; *T,* Anlage des Kammerdreiecks; *V,* Seitenzweig der A. hyaloidea.

Das Endothel der Descemetschen Membran löst sich gewöhnlich durch die Einwirkung der Reagentien von der Hornhaut ab. Eine Ansammlung von Bindegewebszellen an der Verbindungsstelle der Cornea mit der Chorioidea stellt die Anlage des Kammerdreieckgewebes dar. Das bereits Pigmentzellen enthaltende Bindegewebe erreicht nicht den Augenblasenrand, sondern bedeckt nur die äußere Oberfläche des Ciliarkörpers. Die Iris weist noch keine Stromaanlage auf.

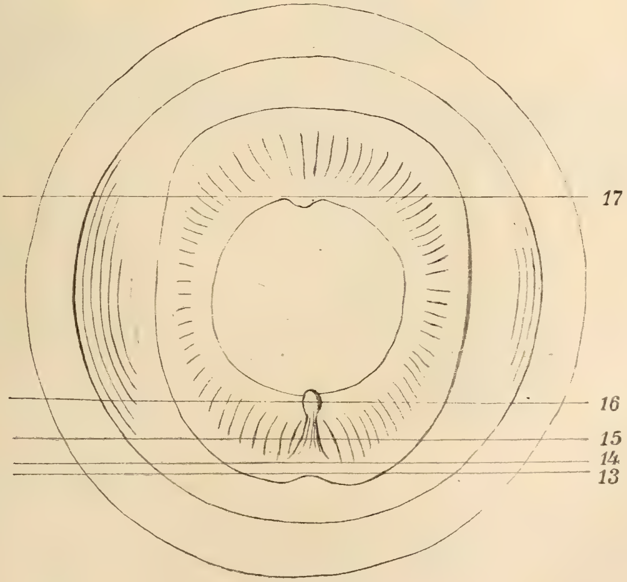
Beim weiteren Wachstum der Larve wird die untere Verdickung und die Gefäßöffnung in die Mitte des ventralen Abschnittes des Auges verlagert, die obere Verdickung zur Mitte des oberen Pupillenrandes. Das Froschauge wächst somit nicht in allen seinen Teilen gleichmäßig; der untere nasale Quadrant bleibt hierbei am meisten zurück. Das Auge des erwachsenen Frosches behält die Spuren seines unregelmäßigen Wachstums bei — die nasale Arteria iridis und der nasale Ast der Arteria hyaloidea sind kürzer als die entsprechenden temporalen Gefäße.

Das Auge einer Kaulquappe von 5—6 cm Länge kurz vor der Metamorphose entspricht in seinen topographischen Verhältnissen



Textfig. 11.

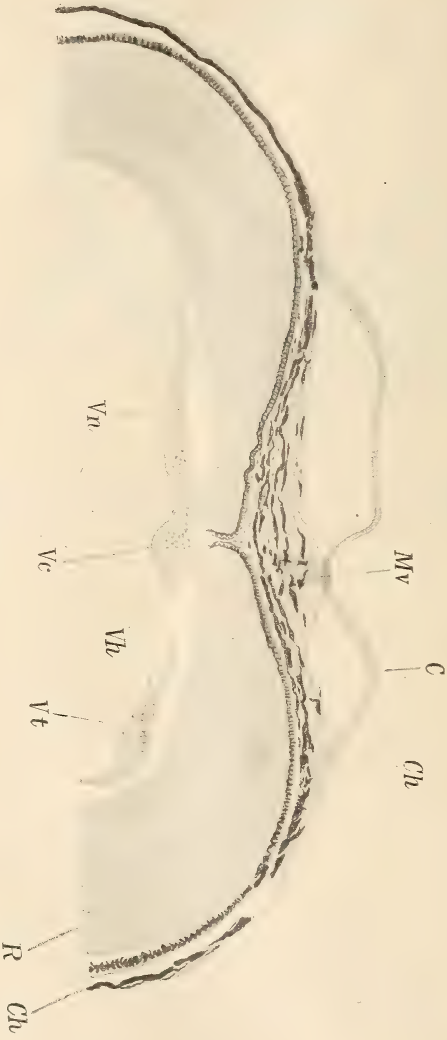
Vordere Bulbushälfte von einer 60 mm langen Larve (kurz vor der Metamorphose) von *Rana esculenta*, von der Rückseite aus gesehen. Trockenpräparat nach der Semperschen Methode. Vergrößerung 34mal. Über Einzelheiten vgl. den Text, S. 386.



Textfig. 12.

Konturzeichnung der Textfig. 11 entsprechend für die Orientierung der Textfig. 13—17. Textfig. 13—17 sind Horizontalschnitte durch den vorderen Bulbusabschnitt einer Larve vom Stadium der Textfig. 11. Sublimat + Chromsäure, Safranin. In sämtlichen Figuren rechts temporal, links nasal.

vollkommen dem Auge eines erwachsenen Frosches. Das erwähnte ungleichmäßige Wachstum hört in diesem Stadium auf, die histologische Differenzierung des vorderen Augenabschnittes beginnt jedoch zur Zeit der Metamorphose.



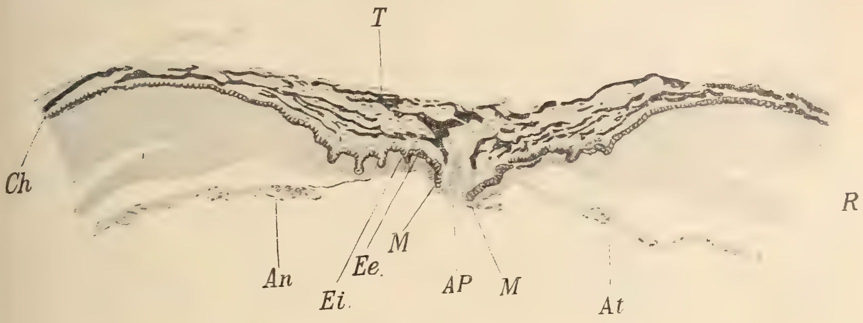
Textfig. 13.

Horizontalschnitt durch den untersten Punkt des Corpus ciliare. Vergrößerung 70mal. *C*, Cornea; *Ch*. Chorioidea; *Mv*, M. protractor lentis ventralis; *R*, Retina; *Vc*, Sammelstelle der V. hyaloidea aus ihren drei Ästen; *Vh*, Durchtrittsstelle der V. hyaloidea; *Vn*, nasaler Ast der V. hyaloidea; *Vt*, temporaler Ast der V. hyaloidea.

Besonders charakteristisch für das Auge einer Larve kurz vor der Metamorphose ist die vollkommen entwickelte Corona ciliaris. Ihrem äußeren Aussehen nach unterscheidet sie sich dermaßen vom erwachsenen Zustande, daß sie einer besonderen Beschreibung bedarf (Fig. 11).

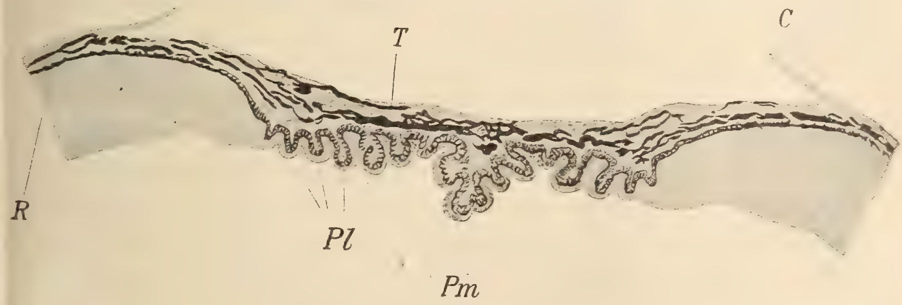
Die proximale Grenze des Ciliarkörpers stellt eine vertikal gestellte Ellipse dar, deren nasale und temporale Seite sich mehr einer Geraden nähern als bei einer geometrisch regelmäßigen Ellipse. Der Orbiculus ciliaris fehlt fast vollkommen. Der anliegende Retinateil bildet einen Wall, dessen nasaler und temporaler Abschnitt gleich breit sind und sich in der Richtung nach oben zu verschmälern. In der Mitte des oberen Randes erreicht die Breite des Walles ihr Minimum; derselbe verschmälert sich auch im ventralen Teil, wobei er einen Einschnitt, entsprechend dem Eintritt der Arteria hyaloidea in den Glaskörper, bildet. Auf einem Querschnitt erscheint der Wall als ein nicht differenzierter Retinaabschnitt (Textfig. 15), in seiner äußeren Schicht werden eine große Anzahl karyokinetischer Figuren angetroffen.

Die Pupille ist ebenso wie die distale Grenze des Ciliarkranzes fast rund. Die Ciliarfalten erreichen in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes die größte Länge. Der nasale und temporale Abschnitt unterscheiden sich wenig voneinander, beide sind mit flachen, kurzen Falten bedeckt.



Textfig. 14.

Horizontalschnitt, der die Durchtrittsstelle der A. hyaloidea trifft. Vergrößerung 70mal. *An*, nasaler Ast der A. hyaloidea; *AP*, Durchtrittsstelle der A. hyaloidea; *At*, temporaler Ast der A. hyaloidea; *Ch*, Chorioidea; *Ee*, äußeres Blatt; *Ei*, inneres Blatt des Epithels; *M*, Umschlagsstelle des äußeren Blattes des Epithels in das innere; *R*, Retina: *T*, Anlage des Gerüstwerks.



Textfig. 15.

Horizontalschnitt durch die Mitte der unteren mittleren Ciliarfalte. Vergrößerung 70mal. *C*, Cornea; *Pm*, mittlere untere (ventrale) Falte mit sekundären Leisten; *Pl*, untere seitliche Falten; *R*, Retina; *T*, Anlage des Gerüstwerks.

In der Mitte des ventralen Abschnittes ist eine große mittlere Falte zu erkennen, welche sich kegelförmig in der Richtung zum Pupillarrande zuspitzt, wo sie in einer kleinen Verdickung endigt. Die übrigen Falten des unteren Abschnittes biegen sich etwas zur mittleren Falte, ordnen sich beiderseits von derselben symmetrisch an und verschmälern sich ebenso, wenn auch allmählicher beim

Übergang auf die Iris. Die mittlere Falte ist in ihrer oberen Hälfte mit sekundären Leisten besetzt (Textfig. 15).

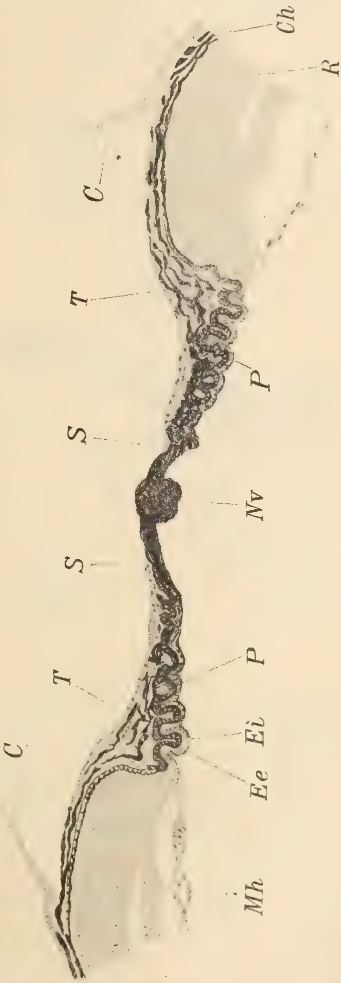
Im oberen Abschnitt des Ciliarkörpers (Textfig. 11) ist eine gewisse Anzahl von Falten zu erkennen, die eine centrale Lage zwischen den übrigen, zu ihnen symmetrisch angeordneten einnehmen. Der schmale von Falten freie Streifen des Pupillarrandes ist stark pigmentiert; das Pigment bedeckt die distalen Faltenenden, so daß die Falten nicht nur dem Ciliarkörper, sondern auch der Iris angehören. Wie im erwachsenen Zustande so dient auch hier das Pigment als bestes Abgrenzungszeichen der beiden Gebilde. Dem äußeren Aussehen nach ist der Ciliarkörper der Kaulquappe mehr symmetrisch als der des erwachsenen Frosches. Wie bei dem letzteren so zeichnet sich auch hier die proximale Grenzlinie des Ciliarkörpers im nasalen und temporalen Abschnitt durch ihre scharf ausgeprägte geradlinige Verlaufsrichtung aus. Um sich hiervon zu überzeugen, genügt es, die beigegebene Zeichnung mit der von Gaupp zu vergleichen, welcher zuerst die Aufmerksamkeit auf diese Tatsache gerichtet hat. Ich möchte mir jedoch den Hinweis erlauben, daß der geradlinige Verlauf in den Zeichnungen Gaupps zu stark betont ist; auf meinen Präparaten des Auges eines erwachsenen Frosches finde ich dieses Verhalten weniger scharf ausgebildet als es Gaupp zeichnet.

Die gegenseitige Lagerung der Gefäße studierte ich an Schnittserien. Die Glaskörpervene dringt in denselben an dem untersten Punkt des Ciliarkörpers ein. Die Arterie beschreibt im Kammerdreieck einen flachen Bogen und dringt in den Glaskörper höher und temporalwärts von der Vene. Die Öffnungen beider Gefäße sind bereits durch eine schmale Epithelbrücke getrennt. Nichtsdestoweniger bleibt die Eintrittsstelle der Vene wie bisher spaltförmig, von derselben zieht rückwärts eine schmale Furche, welche auf der ventralen Oberfläche der Augenblase rasch verschwindet.

Das untere Pupillarknötchen besteht auf den früheren Stadien aus zwei Teilen — einem Pupillenteil — und einem eparteriellen. Bei einer Kaulquappe kurz vor der Metamorphose bleibt nur der Pupillarknoten erhalten, welcher nunmehr aus nicht weniger als vier Zellschichten besteht. Die peripherischen Zellen sind stärker pigmentiert als die centralen. Der eparterielle Teil des Knötchens ist jetzt stark in die Länge gezogen, wobei er das zweischichtige Epithel des Teils der mittleren unteren Ciliarfalte bildet, welche zwischen Arterie und der Pupillarverdickung gelegen ist; diese Falte weist in diesem Stadium ein gut entwickeltes Stroma auf.

Das obere Knötchen (Textfig. 17) ist beträchtlich kleiner als das untere; sein Sinus ist geschwunden.

Beide Knoten sondern sich scharf von dem übrigen Pupillarrande ab; von den Seitenteilen der allgemeinen Verdickung auf den früheren Stadien ist keine Spur mehr zurückgeblieben. Der Rand der Iris verdickt sich währenddessen wenig im Vergleich zu den frühen Stadien; er weist noch keine Spuren einer beginnenden Differenzierung des Sphincters oder des Dilatators auf.



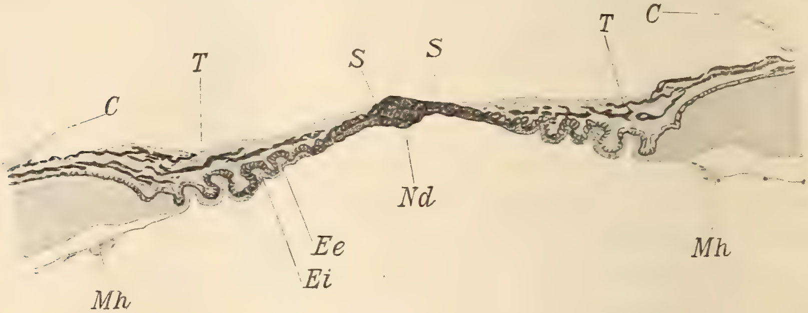
Textfig. 16.

Horizontaler Schnitt in der Höhe des ventralen pupillaren Epithelknötchens. Vergrößerung 70mal. *C*, Cornea; *Ch*, Chorioidea; *Ee*, äußeres, *Ei*, inneres Blatt des Epithels; *Mh*, Membrana hyaloidea mit Gefäßen; *Nv*, ventrales Pupillarknötchen; *P*, seitliche Falten; *R*, Retina; *S*, Anlage des Irisstroma; *T*. Anlage des Gerüstwerks.

Die Stromaanlage erreicht nur den Ciliaranteil der Iris. Nicht nur die Pupillenzone, sondern auch beide Knötchen sind auf der vorderen Fläche frei. Das Irisstroma befindet sich noch in einem vollkommen unentwickelten Zustande, was von dem Kammerdreieckgewebe nicht behauptet werden kann. Das die Oberfläche des letzteren bedeckende Endothel ist viel deutlicher zu erkennen als beim erwachsenen Frosch, obgleich es aus flachen Zellen mit schwach prominierendem Kern besteht. Die Anlage des M. protractor lentis und M. tensor chorioideae stellt eine Ansammlung mesodermaler, etwas in der Richtung der künftigen Muskelfasern ausgezogener (Textfig. 13) Zellen dar. Der Sinus venosus Schlemmii ist bereits differenziert.

Die im Text abgedruckten Zeichnungen 13—17 stellen 10 μ dicke Horizontalschnitte einer Serie dar. Die Richtung und Stelle des Schnittes sind bei der Textfigur 12 angegeben. Auf vertikalen

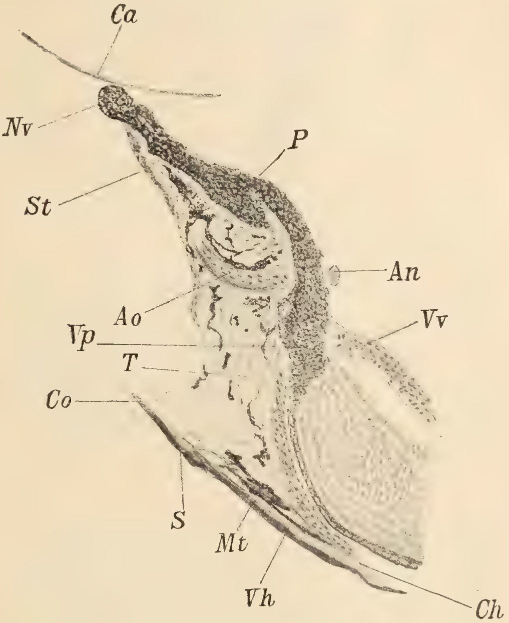
Meridionalschnitten (Textfig. 18) fällt ein Teil der pigmentierten Faltenoberfläche in die Schnittebene, infolgedessen die Pupillarknoten, besonders der untere, nicht vollkommen deutlich hervortreten. Die Fig. 18 eines vertikalen Meridionalschnittes durch den ventralen Abschnitt des Kammerdreiecks bilde ich nur aus dem Grunde ab, weil auf ihm gleichzeitig der Pupillenknoten, die Arteria hyaloidea und die Vena hyaloidea wahrgenommen werden. Obgleich der Schnitt nicht durch die Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea in den Glaskörper gefallen ist, so wird die Lage des letzteren durch den Querschnitt des Arterienastes bestimmt, welcher auf der hinteren Fläche des Ciliarkörpers zu erkennen ist. Die Venenöffnung liegt teilweise im Schnitt, ihre Lage in bezug auf die Arterie wird leicht durch den mittleren Venenast erkannt. Im Vergleich mit dem Auge des erwachsenen Frosches fällt bei der Larve die verhältnismäßig hohe Lagerung der arteriellen und venösen Öffnung auf. Die Breite der letzteren ist auf den abgebildeten Horizontalschnitten (Textfig. 13 u. 14) deutlich ungleich. Dieselben Schnitte geben eine Vorstellung von der Form der mittleren Ciliarfalte in ihrer unteren Hälfte. Die sekundären Leisten der mittleren Ciliarfalte sind auf Textfig. 15 abgebildet; diese Figur gibt noch einmal die Maße und die Lagerung der benachbarten Falten an. Diese Stelle gehört dem Ciliarkörper an; der Querschnitt der mittleren Falte behält seine originelle Konfiguration sogar bei erwachsener *Rana esculenta.* Bei *Rana fusca* sind die sekundären Leisten schwächer entwickelt. In Anlaß der beiden horizontalen Schnitte durch die Pupillarknoten weise ich noch einmal auf die Abwesenheit einer Stromaanlage auf der oberen Fläche der genannten Gebilde hin (Textfig. 16 u. 17).



Textfig. 17.

Horizontaler Schnitt in der Höhe des dorsalen pupillaren Epithelknötchens. Vergrößerung 70mal. *C,* Cornea; *Ee,* äußeres, *Ei,* inneres Blatt des Epithels, *Mh,* Membrana hyaloidea mit Gefäßen; *Nd,* dorsales Pupillarknötchen, *S,* Anlage des Irisstroma; *T,* Anlage des Gerüstwerks.

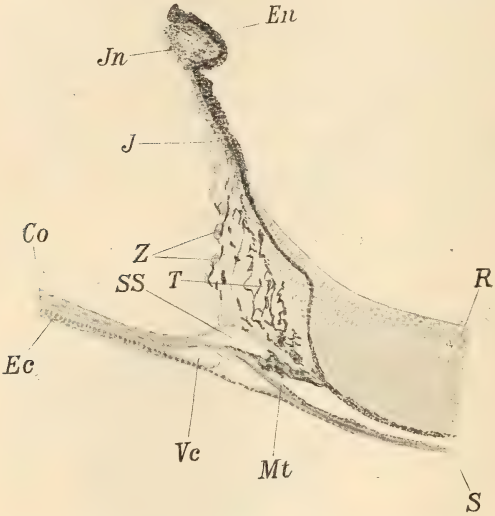
Während der Metamorphose rückt die histologische Differenzierung des Kammerdreiecks und der Iris beträchtlich vor. Bei einem Frosch mit Schwanzstummel (Textfig. 19) ist die Iris bereits vom Stroma in einer verhältnismäßig ebensolchen Ausdehnung als beim erwachsenen Tier bedeckt. Im Stroma treten in den letzten Larvenstadien die goldschillernden Zellen von der für dieselben charakteristischen runden Gestalt auf; sie greifen sogar auf die vordere Fläche des Kammerdreiecks, wo sie bei Erwachsenen fehlen, über. Die Gefäße des Irisstroma beginnen sich in die vordere Kammer vorzuwölben, wobei sie auf der Außenfläche das Endothel des Stroma beibehalten. Die Muskelfasern des M. tensor chorioideae sind vollkommen differenziert, während die Fasern des M. protractor lentis in ihrer Entwicklung zurückbleiben und sich von den ersteren durch ihre verhältnismäßig kurzen Kerne auszeichnen.



Textfig. 18.

Meridionaler Schnitt durch die ventrale mittlere Ciliarfalte einer 62 mm langen Larve von *Rana esculenta*. Sublimat + Chromsäure, Böhmersches Hämatoxylin. Vergrößerung 90mal. *An*, nasaler Hauptast der A. hyaloidea; *Ao*, Stamm der A. ophthalmica, beziehentlich derselbe nach Abgabe der Irisarterien, s. S. 377; *Ca*, Capsula lentis; *Ch*, Chorioidea; *Co*, Cornea; *Mt*, M. tensor chorioideae, von Pigmentzellen eingefaßt; *Nv*, Epithelknötchen, seitlich getroffen; *P*, sekundäre Leiste der mittleren Falte, tangential getroffen; *S*, Sclera; *St*, Anlage des Irisstroma; *T*, Anlage des Gerüstwerks; *Vh*, Stamm der V. hyaloidea vor der Vereinigung mit den unteren Chorioidealgefäßen; *Vv*, ventraler Ast der V. hyaloidea; *Vp*, Durchtrittsstelle der V. hyaloidea.

Der Irisrand rundet sich auf dem Querschnitt mehr ab; eine vom Epithel abgegrenzte Sphincteranlage fehlt jedoch auch noch auf diesem Stadium. Das einzige, was den Beginn ihrer Differenzierung vermuten läßt, ist ein Färbungsunterschied der Zellen des Pupillarrandes. Die Zellen der äußeren Schicht, aus denen nach der allgemeinen Regel der Sphincter hervorgehen muß, färben sich nach van Gieson intensiver wie die inneren, ähnlich den Sphincterfasern des erwachsenen Frosches. Der obere Pupillenknoten bleibt unverändert, vergrößert sich nicht. Er ist übrigens auf seiner Oberfläche von Stroma bedeckt. Das untere Knötchen erleidet eine bemerkenswerte Umgestaltung. Nachdem das Irisstroma den Knoten erreicht hat, beginnt es sich zu verdicken, während das Epithel des embryonalen Knötchens sich in eine zweischichtige Hülle der Stromaverdickung umwandelt. Der Knoten erlangt auf diese Weise sein derbes Bindegewebsstroma. Wie beim erwachsenen Frosch, so sind auch in diesem Stadium die Bindegewebszellen des Knotens dicht mit Pigment erfüllt. Der auf Fig. 19 abgebildete Schnitt ist schräg zur mittleren Falte und zum proximal-dorsalen Durchmesser des unteren Knotens gefallen. Ich zog vor einen solchen abzubilden, da auf genau meridionalen Schnitten der Übergang des Knotenepithels in die Retinaschicht der Iris weniger klar zu erkennen ist, während auf Horizontalschnitten der Zusammenhang zwischen dem Stroma der Iris und demjenigen des Pupillarknotens fehlt. Die Dimensionen des Auges vergrößern sich, wie aus einem Vergleich der Fig. 18 mit Fig. 19 folgt, während der Metamorphose nicht; die Lagerung der Gefäße ist ebenso wie im vorhergehenden Stadium. Der Wall des vorderen Retinarandes (Fig. 19) gleicht sich allmählich aus.



Textfig. 19.

Meridionaler Schnitt, der nur wenig von dem senkrechten nasal abweicht. *Rana esculenta* im letzten Stadium der Metamorphose, ventraler Pupillarknoten ist schräg getroffen. Sublimat; Böhmersches Hämatoxylin. Vergrößerung 90mal. *Co*, Cornea propria mit Membrana Descemetii; *Ec*, Cornealepithel; *En*, Epithel des ventralen Pupillarknotens; *J*, Irisstroma; *Jn*, Stroma des ventralen Pupillarknotens; *Mt*, Musculus tensor chorioideae, von Pigmentzellen eingefaßt; *R*, Retina; *S*, Sclera; *SS*, Sinus venosus Schlemmii; *T*, Gerüstwerk des Kammerdreiecks; *Vc*, zerrissene Gefäße des Hornhautrandes; *Z*, goldschimmernde Zellen.

In der vorhergehenden Schilderung habe ich nur kurz auf den allgemeinen Differenzierungszustand des Auges auf verschiedenen Stadien hingewiesen und meine besondere Aufmerksamkeit auf die Entwicklung der Pupillarknoten gerichtet. Nichtsdestoweniger möchte ich die letztere noch einmal charakterisieren, damit ihre Besonderheiten und ihre Bedeutung vollkommen bestimmt wären.

Auf frühen Stadien des Larvenlebens besteht die Irisanlage nur aus Epithelzellen; der obere und untere Pupillenrand sind verdickt. In der Mitte der oberen Verdickung differenziert sich ein epitheliales Knötchen, welches als solches bis zum Auftreten der Irismuskulatur bleibt; nach dem Auftreten der letzteren bildet dasselbe mit den anliegenden Teilen des Stroma den bei erwachsenen Individuen von *Rana esculenta* vorhandenen oberen Pupillarknoten. Im temporalen Teil der unteren Verdickung des Pupillenrandes bildet sich desgleichen ein Knötchen aus Epithelzellen, welches anfangs ebenso groß oder sogar kleiner als das obere ist, am Ende des Larvenlebens das letztere jedoch beträchtlich an Größe übertrifft. Die Zellen des unteren Knotens unterscheiden sich voneinander nur durch den Pigmentgehalt — die centralen sind weniger schwarz als die peripheren. Während der Metamorphose der Larve bildet das Irisstroma auf der oberen Fläche des unteren Knotens eine Verdickung, deren Form und Größe diejenige des Epithelknotens wiederholt; die Epithelzellen des letzteren bilden eine Hülle der bindegewebigen Verdickung.

Herzog (15) fand die Sphincteranlage bei einer Larve (unbestimmt welcher Art) von 30 mm Länge: »die die Sphincteranlage darstellende Wucherung ist nur auf verhältnismäßig wenigen Schnitten zu finden«.

Da ich das Auftreten des Sphincters sogar noch nicht am Ende der Metamorphose feststellen kann, so bin ich geneigt anzunehmen, daß Herzog den Pupillarknoten für »die die Sphincteranlage darstellende Wucherung« genommen hat. Dieses Gebilde wird natürlich auf wenigen Schnitten angetroffen. Schwieriger ist es sich vorzustellen, welche Bildung Autor meint, wenn er schreibt: »ebenso ist der Sphincter beim erwachsenen Frosch nicht überall am Pupillarrande anzutreffen«. Auf den beigegebenen Zeichnungen sind zu viele Farben und zu wenig Formen, als daß auf Grund derselben die Natur des angeblichen Sphincters festgestellt werden könnte. Ich fürchte, daß in diesem Falle für den Sphincter ein Gebilde, welches keine Muskelfasern aufweist, d. h. der ventrale Pupillarknoten angenommen worden ist.

Der M. sphincter pupillae entsteht offenbar erst nach der endgültigen Metamorphose, d. h. verhältnismäßig spät. Bei der Mehrzahl der Fische fehlt, wie bekannt, der Sphincter; die Froschlarve behält auch in dieser Hinsicht den fischartigen Charakter: ihre Pupille bleibt unbeweglich.

Zur Aufklärung der phylogenetischen Bedeutung des unteren

Pupillarknotens ist es gleichfalls erforderlich auf das Fischauge zurückzugehen. Der untere Pupillarknoten nimmt beim erwachsenen Tier ungefähr dieselbe Lage ein, wie bei einigen Fischen, welche keinen Processus falciformis besitzen, die Campanula Halleri. Ein größeres Anrecht auf die Verwandtschaft mit der Campanula erhält der untere Pupillarknoten bei einem Vergleich der Entwicklung beider Gebilde.

Nach den Angaben von NUSSBAUM (29) tritt der M. retractor lentis beim Embryo von *Salmo salar* in Gestalt einer Verdickung am distalen Ende der Augenblasenspalte auf. Der Schluß der letzteren beginnt im Gebiet des Pupillarrandes; hier nun entwickelt sich die Anlage des Linsenmuskels. Derselbe besteht zunächst aus Epithelzellen, welche sich späterhin im centralen Teil der Verdickung in glatte Muskelfasern umwandeln.

Bei *Salmo salar* existiert ein Processus falciformis, infolgedessen bleibt der proximale Teil der Augenblasenspalte offen. Der Frosch besitzt keinen Processus falciformis, der entsprechende Teil der Augenblasenspalte schließt sich früh; an seiner Stelle bleibt jedoch eine Furche, deren distales Ende sich bis zum Anfange der Metamorphose erhält.

Sowohl beim Frosch als auch bei *Salmo salar* verwächst die Augenblasenspalte am Pupillenrande; an der Verwachsungsstelle bildet sich das Epithelknötchen. Dasselbe ist beim Frosch von demjenigen bei *Salmo* natürlich durch den Pigmentgehalt der Zellen unterschieden. Jedoch auch beim Frosch sind die centralen Zellen weniger pigmentreich als die peripheren. Bei *Salmo salar* ergibt das Knötchen den Linsenmuskel, beim Frosch dagegen bildet sich aus ihm durch Verwendung von Bindegewebe eine mechanische Einrichtung passiven Charakters, was durchaus verständlich ist in Berücksichtigung dessen, daß die aktive Rolle der Linsenbewegungen auf den M. protractor lentis übergeht.

Die Homologie beider Organe, der Campanula und meines Knötchens, erscheint somit auf den ersten Blick als eine vollkommene, doch stellt bei einer genaueren Betrachtung das Problem sich komplizierter dar. Wie ich beschrieben habe, besteht die Anlage des unteren Pupillarknötchens in einem gewissen Stadium aus zwei Teilen, einem eparteriellen und einem Pupillenteil. Ersterer ist zunächst dicker als letzterer, seine Zellen sind in centrale und periphere differenziert. Der eparterielle Teil wird bei der Entwicklung der mittleren Falte ausgeglichen, es bleibt nur der Pupillenteil übrig, dessen

Zellen sich ebenso wie im eparteriellen Teil differenziert haben. Welche von beiden Hälften des Knötchens der Campanula homolog ist, oder ob sie beide das Homologon der letzteren darstellen, kann meiner Meinung nach nicht eher festgestellt werden, als bis die Entwicklung der Campanula genauer untersucht sein wird.

Zurzeit sehe ich keine Möglichkeit irgend einen Zusammenhang zwischen dem oberen Pupillenknötchen und einer aus der Iris nach Exstirpation der normalen Linse entstehenden Linse festzustellen. Dieser Vorgang ist besonders genau bei *Triton* studiert worden; obgleich die ersten Stadien der Linsenregeneration aus dem Epithel an die Entwicklung des oberen Pupillenknötchens erinnern, so stellt ein charakteristisches Kennzeichen für die erstere einen Pigmentverlust dar, für die zweite jedoch das Gegenteil. In den Literaturangaben über die Linsenregeneration sind zwei hier erwähnenswerte Punkte: W. Koch (23) erhielt bei seinen Versuchen der Linsenexstirpation an Kaulquappen von *Rana fusca* eine ebensolche Regeneration wie bei *Triton* und *Salamandra.* E. Müller (26) behauptet, daß die neue Linse bei *Triton* stets an einer Stelle des oberen Randes entsteht. Ich füge dem hinzu, daß das obere Knötchen sich aus der allgemeinen Verdickung des oberen Pupillenrandes differenziert. Auf diese Weise wird meiner Meinung nach die Richtung bestimmt, in welcher die Lösung des Problems der Linsenregeneration gesucht werden muß. Sapienti sat!

Aus der Reihe der Tatsachen der Augenentwicklung beim Frosch lenkt noch die temporale Lage der Augenblasenspalte die Aufmerksamkeit auf sich. Im erwachsenen Zustande behält der Stamm der Arteria ophthalmica seine ursprüngliche temporale Lage bei, während die Gefäßöffnung, das Rudiment der Augenblasenspalte, zur Mitte des unteren Abschnittes des Corpus ciliare verschoben wird. Die Vena hyaloidea erscheint progressiver; ihr in der Chorioidea gelegener Stamm wird gänzlich in die Mitte des unteren Augenabschnittes verschoben; nur ihre unmittelbare Fortsetzung außerhalb des Augapfels — die Vena ophthalmica — nimmt eine temporale Richtung an. Der eigenartige Bogen der Arteria hyaloidea im Kammerdreieck entsteht infolge der Verlagerung der Derivate der Augenblasenspalte.

Mit der Ansicht von Nussbaum (29), daß bei Amphibien und Säugetieren von der ursprünglichen Augenblasenspalte keine Spur bleibt, kann man sich einverstanden erklären, da die ursprüngliche Augenblasenspalte bei Amphibien stark modifiziert und reduziert ist. Weniger verständlich ist der zu allgemein gehaltene Ausspruch von

Kallius (22), welcher die Behauptung Nussbaums folgendermaßen wiedergibt: »Der Augenspalt bleibt bei den Fischen verschieden vollständig erhalten. Bei Amphibien und Säugern bleibt keine Spur eines Augenspaltes bestehen.«

Der M. retractor lentis nimmt im Fischauge eine temporale Lage ein, derselbe bewegt, wie Th. Beer beweist, die Linse rückwärts und temporalwärts. Hier wird wieder ein entsprechendes topographisches Verhalten der Campanula und des unteren Pupillarknotens angetroffen, welch letzterer lange Zeit seine temporale Lage beibehält. Interessant ist es jedenfalls, daß das ungleichmäßige Wachstum der Augenblase keinen Einfluß auf die Sclera hat. Nur die in der Blase selber eingeschlossenen Gefäße, die Gefäße des Glaskörpers, der in der Furche der Augenblase befindliche Stamm der Vena hyaloidea, erleiden eine Verlagerung und weisen ein ungleichmäßiges Wachstum ihrer Äste auf. Die Arteria ophthalmica bleibt in dem Bindegewebe der Scleraanlage eingeschlossen an ihrer Stelle. Noch deutlicher ist eine gewisse Selbständigkeit der Entwicklung der Augenblase und der Sclera in der Verteilung der episcleralen Gefäße ausgeprägt.

Episclerale Gefäße.

Die episcleralen Gefäße des Frosches sind nie Gegenstand einer selbständigen Untersuchung gewesen. Königstein (25) erwähnt beim Studium der Nervenverteilung in der Cornea des Frosches an Vergoldungspräparaten nebenbei die Anwesenheit von Capillarschleifen am Cornearande: »Bei Fröschen und Kröten reichen die Capillarschlingen mit ihren flachen Bögen kaum über den Pigmentsaum, der die Cornea umgibt, hinaus.« Die diese Schleifen bildenden großen Gefäße verlaufen oberflächlich über der Sclera in der Conjunctiva.

Ich studierte die episcleralen Gefäße vermittels Injektion von Gelatinemassen mit nachfolgender Entfärbung des Pigments durch Chlorwasser. Die Entfernung des Pigments ist unumgänglich notwendig, da die größte Zahl der episcleralen Gefäße in dem stark pigmentierten Pericornealring gelegen ist. Um zwischen den großen Gefäßen die Venen von den Arterien zu unterscheiden, injizierte ich mit Zinnober gefärbten Schellack von einer derartigen Konzentration, daß derselbe nur in die großen Gefäße und nicht in die Capillaren eindrang. Die isolierte arterielle Injektion erfolgte durch den Bulbus aortae, die venöse durch die Vena cutanea. Die beigegebenen Zeichnungen der Venen- und Arterienverbreitung sind aus verschiedenen

Präparaten von Schellackinjektionen kombiniert. Im Vergleich mit den Gefäßen des Glaskörpers und der Iris werden die episcleralen Gefäße sowohl mit Gelatinemassen als auch mit Schellack sehr schwer injiziert und erst bei hohem Druck.

Schellackpräparate lassen sich eine gewisse Zeit lang ohne großen Schaden in schwachen Formalinlösungen aufbewahren.

Meine Beschreibung schließt sich unmittelbar an die Beschreibung Gaupps an, welcher die Gefäßverzweigung in diesem Gebiet bis zu den palpebralen Ästen verfolgt hat; nur in der Frage über die Herkunft der orbitalen Venen folge ich den Ansichten H. Virchows. Der Vollständigkeit der Beschreibung wegen beginne ich dieselbe mit den großen Stämmen, wie sie Gaupp abbildet.

Die A. occipitalis teilt sich in zwei große Äste: a) A. orbito-nasalis, b) A. temporalis. Beide versorgen mit ihren Ästen unter anderm das obere Lid. Im vorderen Orbitawinkel entspringt von der A. orbito-nasalis ein großer Ast: Ramus descendens, welcher sich an der medialen Orbitawand hinabsenkt. Die A. temporalis bildet zwei Äste, von denen der eine, A. orbitalis posterior, sofort vom Anfang der Hauptarterie abgeht und in die Rami palpebrales superiores und die Rami musculares (für den M. rectus oculi?) zerfällt. Die das untere Augenlid versorgenden Äste entstammen der A. maxillaris superior. Der Abfluß des Blutes erfolgt vermittels der Venae palpebrales inferiores, die in die V. facialis münden. Letzteres Gefäß erhält noch zwei Wurzeln aus der Orbita — V. orbitalis anterior und V. orbitalis posterior. Die Venae palpebrales superiores vereinigen sich mit der V. orbito-nasalis und der V. temporalis, die sich in die V. orbitalis posterior ergießt.

Entgegengesetzt der vorhergehenden Schilderung werde ich nunmehr Bezeichnungen einführen, welche die Lage im Raum in bezug auf den ganzen Kopf bestimmen.

In dem von den divergent verlaufenden A. orbito-nasalis und A. temporalis gebildeten Winkel finde ich noch zwei dünne Arterien. Die mehr lateral verlaufende dieser beiden offenbart die Tendenz, ihren Ursprung auf die A. temporalis zu verlegen, in diesem Falle entspricht sie der von Gaupp beschriebenen A. orbitalis posterior. Die mediale Arterie entspringt fast immer in der Spitze des von den genannten Arterien gebildeten Winkels. Zuweilen wird auch noch eine dritte Arterie zwischen der lateralen und medialen angetroffen; gewöhnlich jedoch stellt sie bloß einen Ast der medialen dar. Die laterale Arterie bezeichne ich als A. palpebralis superior posterior, die mediale als A. palpebralis superior media.

Vor dem Eintritt durch das Foramen im Os ethmoideum in die Nasenhöhle gibt die A. orbito-nasalis den erwähnten Ramus descendens, caudalwärts von ihm die von Gaupp angegebenen Rami ad glandulam Harderi und noch weiter caudalwärts, jedoch noch immer in der vorderen Orbitahälfte, einen Ast, welchen ich A. palpebralis superior anterior nenne, ab.

Die A. palpebralis superior media und posterior verlaufen zunächst nach vorn und lateralwärts unter der zwischen dem lateralen Rande des Os fronto-parietale und der oberen Fläche des Bulbus oculi ausgespannten Fascie, erreichen darauf den Annulus fibrosus periorbitalis, dringen durch denselben hindurch und begeben sich zur Fornix conjunctivae superior, wobei sie in der unteren Hautschicht bleiben, infolgedessen ihre Präparation hier besonders beschwerlich ist. A. palpebralis sup. ant. dringt durch den Annulus fibrosus periorbitalis unweit ihrer Ursprungsstelle hindurch und begibt sich gleich den beiden oben erwähnten Gefäßen des oberen Lides zur Fornix conjunctivae superior in der oberen Hautschicht. Die Membrana supraocularis bleibt frei von großen Gefäßen. Die A. palpebralis sup. post. erreicht die Fornix zwischen ihrem temporalen und dorsalen Abschnitt und teilt sich in zwei Äste — Ramus palpebralis und Ramus episcleralis. Der Ramus palpebralis verläuft zum oberen Lidrande und endigt in dem Capillarrandnetz des letzteren. Der Ramus episcleralis tritt in das subconjunctivale Gewebe des Augapfels ein, verläuft in demselben zum Annulus pericornealis und biegt am proximalen (medialen) Rande des letzteren in einem rechten Winkel nach vorn um. Die A. palp. sup. ant. erreicht die Fornix an der Grenze zwischen dorsalem und nasalem Abschnitt derselben und zerfällt gleichfalls in zwei Äste — Ramus palpebralis und Ramus episcleralis; der Ramus palpebralis endigt im Capillarnetz des oberen Lides, der Ramus episcleralis erreicht den medialen Rand des Annulus pericornealis und biegt in einem rechten Winkel nach hinten um. Die A. palpebralis sup. media versorgt mit ihren Ästen das obere Lid und die Haut über dem Bulbus oculi, erreicht die Fornix in der Mitte des dorsalen Abschnittes und folglich in der Mitte zwischen den beschriebenen Arterien des oberen Lides. Gewöhnlich teilt sie sich in Äste, welche im Capillarnetz des oberen Lides endigen, bisweilen jedoch entspringt von ihr auf dem Bulbus oculi ein Ramus episcleralis, welcher (Taf. XXI, Fig. 12) im Capillarnetz des Annulus circumcornealis endigt. Am beständigsten ist von den drei Rami episclerales superiores derjenige von der A. palpebralis sup. post. Die Arteria palpebralis sup. media erreicht bisweilen nicht das Lid, indem sie in der Haut über dem Bulbus oculi endigt.

Im Annulus pericornealis hören der nasale und temporale Rami episclerales entweder, bevor sie sich gegenseitig erreichen, auf, oder verschmelzen miteinander unter Bildung des oberen Arterienbogens. Beide Rami episclerales sind zuweilen doppelt oder einer derselben fehlt vollkommen, wobei der nachbleibende dementsprechend verlängert und verbreitert ist. Der mittlere Ramus episcleralis findet sich bei *Rana esculenta* seltener als bei *Rana fusca.* Außer diesen Hauptästen, welche am Annulus pericornealis unter einem spitzen Winkel umbiegen, entspringen von den entsprechenden Arterien noch dünnere Äste (Taf. XX, Fig. 12 u. 13), welche im nasalen und temporalen Abschnitt des episcleralen Netzes endigen.

Die Ursprungsstelle der A. episcleralis post. von der A. temporalis liegt etwas über der Spitze des Processus zygomaticus ossis tympanici, medialwärts von dem Ursprung der unteren Lidarterie (Taf. XX, Fig. 15). Die A. episcleralis verläuft unter dem Annulus fibrosus periorbitalis zum temporalen Abschnitt der Conjunctiva bulbi, zieht in der letzteren nach unten und setzt sich in Gestalt eines sehr feinen Gefäßes nach außen von den Capillaren des Annulus pericornealis in den ventralen Abschnitt des letzteren fort (Taf. XX, Fig. 12). Zum unteren Lid hat diese Arterie keine Beziehungen. Die A. palpebralis inferior posterior entspringt von der A. temporalis stets lateralwärts von der A. episcleralis. Die A. episcleralis inferior anterior nimmt ihren Ursprung von dem Ramus descendens Arteriae orbito-nasalis und verläuft durch den Annulus fibrosus periorbitalis, woselbst sie sich an den Processus maxill. post. des Nasenkapselknorpels anheftet. Dieses Gefäß erstreckt sich bis zur Fornix hauptsächlich in dem Annulus fibrosus eingeschlossen, verläuft im subconjunctivalen Gewebe zum nasalen Abschnitt des Pericornealringes, biegt an letzterem nach unten um und begibt sich in dessen ventralen Abschnitt. Die vordere Arterie des unteren Lides entspringt vom Ramus descendens Art. orb. nas. fast konstant dort, wo die episclerale Arterie endigt. Die Sehne der Membrana nictit. beginnt von der letzteren über den beiden unteren episcleralen Gefäßen.

In typischen Fällen sind die A. episcleralis inf. ant. und die A. episcleralis infer. post. gleich stark entwickelt; sie begeben sich zur Mitte des ventralen Abschnittes, verlaufen im Pericornealringe selber nach außen von den Capillaren und vereinigen sich mit letzteren hauptsächlich an ihrem Ende. Sehr häufig ist nur eine dieser Arterien gut entwickelt (Taf. XX, Fig. 12); doch auch in diesem Falle ist sie dünner als die Rami episclerales superiores anterior und posterior.

Im oberen Abschnitt des Annulus pericornealis erreicht keine der palpebralen Venen die Conjunctiva bulbi. Die in die V. orbitonasalis einmündenden Vv. palpebrales superiores von Gaupp entstehen aus dem Capillarnetz des oberen Lides. In der unteren Hälfte des Annulus pericornealis sind zwei Venen: V. episcleralis inferior anterior und V. episcleralis inf. posterior.

Die Vena episcleralis inf. posterior mündet in die V. orbitalis posterior. Sie entsteht zum Teil aus kleinen venösen Gefäßen, die aus den pericornealen (episcleralen) Capillaren des temporalen Abschnittes entstehen, ihr Hauptast verläuft aus dem ventralen Abschnitt des Annulus pericornealis proximalwärts, d. h. in einer größeren Entfernung vom Hornhautrande als die A. episcleralis inf. posterior. Im weiteren begleitet die Vene in der Conjunctiva bulbi die Arterie, worauf sie medialwärts nach unten zur Vereinigung mit der V. orbitalis posterior abgeht. Nicht selten fließt sie hinter der Fornix mit der hinteren unteren Lidvene zusammen, so daß beide sich in einem gemeinsamen Stämmchen in die V. orbitalis posterior ergießen.

Die V. episcleralis inferior anterior ist gewöhnlich stärker entwickelt als die vorhergehende, sie entsteht aus dem nasalen und hauptsächlich aus dem ventralen Abschnitt des episcleralen Netzes. Ihr Verhalten zum arteriellen Gefäß auf dem Verlauf in der Conjunctiva bulbi ist dasselbe wie das der soeben beschriebenen temporalen Vene. An der Fornix des nasalen Abschnittes des Conjunctivalsackes verbindet sich die V. episcleralis infer. ant. mit dem nasalen Ast der unteren Vene; das gemeinsame Stämmchen mündet in die V. orbitalis ant.

Das Verhalten der nasalen und temporalen (vorderen und hinteren) Vv. episclerales inf. zueinander ist das gleiche wie der der Arterien im oberen Abschnitt, d. h. sie fließen entweder in einen venösen Bogen zusammen, oder entstehen getrennt voneinander im ventralen Abschnitt, oder endlich es ist nur ein Gefäß, gewöhnlich das nasale entwickelt, welches in diesem Falle sich bis zum temporalen Abschnitt fortsetzt (Taf. XX, Fig. 12).

Beide Arten sowohl *Rana esculenta* als *fusca* weisen den gleichen Typus der Gefäßverteilung in der Conjunctiva und die gleichen Variationen auf. Um so interessanter ist der Umstand, daß das pericorneale Capillarnetz bei beiden Arten ein verschiedenes Aussehen hat. Eine größere Gleichmäßigkeit offenbart dasjenige von

Rana esculenta; die Capillarschleifen haben überall annähernd die gleiche Größe. Ihrer Breite nach entspricht das Netz dem pigmentierten, pericornealen Ringe; im nasalen und temporalen Abschnitte dringen die Schlingen gegen die Cornea weiter vor, als die Pigmentzellen. In diesen Abschnitten ist das Capillarnetz verbreitert wie auch der Pericornealring selber. Die Schleifen des Netzes sind parallel dem Hornhautrande etwas in die Länge gezogen. Die Verbindung der Capillaren mit den Hauptarterien- und Venenstämmen der episcleralen Gefäße erfolgt größtenteils in einem rechten Winkel; im ventralen Abschnitt vereinigen sich die Capillaren nicht selten zunächst in ein dickes, kurzes Capillargefäß, das in einem rechten Winkel in die Vene mündet. Derartige Capillarbüschel entstehen zuweilen auch aus den Arterien in dem dorsalen Abschnitt. Die Arterien des ventralen Abschnittes verbinden sich nur mit wenigen Capillaren, vorwiegend in der Mitte des genannten Abschnittes.

Bei *Rana fusca* fällt der scharfe Unterschied zwischen dorsalem und nasalem Abschnitt einerseits und dem nasalen und temporalen anderseits auf. In den beiden ersten behalten die Capillarschlingen dieselbe Größe und Anordnung wie bei *Rana esculenta* bei, in den beiden letzteren sind sie stark vergrößert und dem Cornearande parallel stark in die Länge gezogen. Die Vereinigung mit den großen Gefäßen erfolgt ebenso wie bei *Rana esculenta.* Es läßt sich schwer sagen, wodurch dieser scharfe Unterschied zwischen beiden Froscharten, bei denen sogar der innere Bau des Auges keine großen Unterschiede offenbart, bedingt ist. Der Grund ist wahrscheinlich in der Lebensweise und den mannigfaltigen äußeren Reizen, welchen die Cornea und Conjunctiva dieser Tiere ausgesetzt sind, zu suchen. Das episclerale Netz von *Rana fusca* offenbart besonders klar die Circulationsbedingungen, welche bei *Rana esculenta* nur in Berücksichtigung der Arterienverteilung angenommen werden können. Der dorsale und ventrale Abschnitt, besonders die Mitten derselben, müssen der mechanischen Wirkung der Linsenprotractoren entgegenwirken, was natürlich eine intensivere Circulation und Blutversorgung erfordert. Die Hauptmasse des arteriellen Blutes fließt zu diesen Abschnitten. Die Capillarschleifen sind in ihnen besonders dicht angeordnet. Beide Rami episclerales, der der hinteren und der der vorderen oberen Arterie ziehen mit ihren Enden zur Mitte des Abschnittes, in welchem sich von Innen der Musculus protractor lentis dorsalis anheftet, dorthin verläuft auch der unbeständige Ramus episcleralis arteriae palp. sup. mediae. In dem ventralen Abschnitt vereinigen sich in typischen Fällen beide arteriellen Gefäße mit den Capillaren in der Mitte des Abschnittes, wo sich von innen der M. protractor lentis dorsalis anheftet und wo das arterielle Blut besonders notwendig ist, da der ventrale Abschnitt das Blut hauptsächlich aus dem dorsalen, folglich bereits stark verbrauchtes Blut, erhält.

Bei einigen Exemplaren schiebt sich in der Mitte des einen oder des andern Abschnittes der Pigmentring mit den Capillaren in Gestalt eines Fortsatzes in die Sclera ein.

Werden die ventralen, schwach entwickelten Arterien nicht in Betracht gezogen, so trägt das episclerale Netz des Frosches einen originellen Charakter einer bipolaren Bildung, in welcher die Arterien am oberen Rande, die Venen am unteren konzentriert sind. In Hinsicht auf die Einwirkung der Schwerkraft, so viel sich dieselbe in Capillargefäßen geltend machen kann, muß diese Anordnung als zweckentsprechend anerkannt werden. Die langen, vertikal nach unten verlaufenden Capillaren des nasalen und temporalen Abschnittes bei *Rana fusca* sind am schönsten für den Abfluß des Blutes aus der oberen Hälfte in die untere angepaßt. Ich möchte das episclerale Capillarnetz des Frosches nicht »Randschlingennetz« nennen, da die Randschlingen nicht mehr als die übrigen entwickelt sind. Distal von dem Hornhautcentrum bilden die vom Netz abgehenden Capillaren, im übrigen Teil der Conjunctiva bulbi, breite Netze. Die dorsale Hälfte des episcleralen Netzes kommuniziert vermittels dieser Capillargefäße mit einem dritten Netz am oberen Lidrande, aus welchem Netz teilweise die Venae palpebrales superiores entstehen. Es ist sehr möglich, daß der Blutabfluß aus dem dorsalen Abschnitt in einem gewissen Maße auf diesem Wege erfolgt.

Auf Querschnitten (Taf. XIX, Fig. 4) sind die Gefäße des episcleralen Netzes an der Grenze des subconjunctivalen Bindegewebes und der Sclera gelagert; die Randschlingen liegen in dem Conjunctivateil, welcher fest mit der Sclera verwächst (Gaupp), d. h. im vorderen Rande des Annulus pericornealis. Die Gefäße sind dermaßen angeordnet, daß wenigstens eine ihrer Seiten (die innere) vom Scleragewebe begrenzt ist, oder aber sie sind gänzlich in den oberen Schichten der letzteren eingeschlossen. Der Ausdruck Burows (5): »Divertissima est arteriarum et venarum structura« paßt nicht für die episcleralen Gefäße des Frosches.

Die Venen und Arterien stellen einfache Kanäle in dem umgebenden Gewebe dar, welche von innen mit Endothel bekleidet sind ohne spezielle Differenzierung der Wände. Es ist wahrscheinlich, daß die Schwierigkeiten bei der Injektion, besonders das schwere Eindringen des Zinnobers in die feinen Gefäße und Capillaren durch die Unfähigkeit der Gefäße sich wie gewöhnlich zu dilatieren verursacht wird.

Die von mir oben beschriebenen Verbindungsgefäße, welche in die tiefen Schichten der Sclera verlaufen und sich in den Sinus venosus Schlemmii ergießen, gehen nicht von den Arterien und Venen, sondern von dem Capillarnetz ab.

Die die Zwischenräume zwischen den Gefäßen ausfüllenden Pigmentzellen (Melanophoren) liegen größtenteils zwischen den Sclerablättern und füllen bisweilen die ganze Dicke der Sclera unter dem Annulus pericornealis an. Von der Fläche gesehen erinnern sie origineller Weise ihrer Form nach an die Zellen der Cornea propria. Die Xanthophoren liegen nach außen von dem periscleralen Gefäßnetz und trennen die Gefäße von dem Epithel der Übergangszone. Zwischen den Xanthophoren verlaufen locker angeordnete Bindegewebsfaserbündel, die von Bindegewebszellen und elastischen Fasern umgeben werden. Letztere werden in großer Zahl in dem übrigen conjunctivalen Bindegewebe angetroffen.

In der unteren Hälfte des Conjunctivalsackes (im unteren Conjunctivalraum) bildet die Conjunctiva bulbi eine beständige, halbmondförmige Falte (Taf. XIX, Fig. 8), welche unterhalb der Mitte des nasalen Abschnittes beginnt und unterhalb der Mitte des temporalen Abschnittes endigt. Dieselbe verschwindet nicht, wenn der Frosch mit geschlossenem unteren Lide fixiert wird, und hat nichts mit den Conjunctivafalten gemein, welche nach der Beschreibung GAUPPS sich beim Senken der Nickhaut bilden.

Die Gefäße der Nickhaut habe ich wegen ihrer nahen Beziehungen zu den episcleralen Gefäßen berücksichtigt; diese Gefäße der Nickhaut und des unteren Lides sind ausführlich von LANGER studiert worden. Nach seiner Beschreibung entspringen die Arterien aus der A. temporalis und der A. maxillaris sup. (s. GAUPP), dringen in die Membrana nictitans an deren nasalem und temporalem Ende ein und verlaufen schräg zum freien Rande. Die Venen verlassen das untere Lid an drei Stellen — an beiden Enden der Membrana nictitans und in der Mitte des unteren, angehefteten Randes — und münden in die V. orbitalis ant., V. orbitalis post. und V. facialis.

Ich finde die Gefäßverteilung in der Nickhaut so wie sie LANGER beschrieben hat. Die nasale Arterie des unteren Lides (bzw. der Nickhaut) entspringt nach meinen Beobachtungen von dem Ramus descendens der Arteria orbito-nasalis. Diesen Ramus descendens, welcher die Größe der A. temporalis erreicht und von welchem mehr oder weniger konstante Arterien entspringen, schlage ich vor A. praeorbitalis zu nennen.

Nach der Beschreibung von Steinach und Kohn (34) hat die Membrana nictitans eine Arterie und eine Vene. Eine derartige Gefäßverteilung finde ich nur in äußerst seltenen Ausnahmefällen, wenn die eine Arterie stärker entwickelt ist als die andre und die Vene des entgegengesetzten Endes stärker als des ersteren. Ein Beispiel einer derartigen Correlation habe ich schon bei den episcleralen Gefäßen beschrieben.

Auf der die Verteilung der episcleralen Venen und ihre Verbindung mit der V. orbit. post. und der V. orbit. ant. darstellenden Zeichnung behalte ich die Verbindung der V. orbit. post. mit der V. jugularis interna bei. Diese Verbindung ist von H. Virchow an Injektionspräparaten festgestellt worden. Gaupp beobachtete an nicht injizierten Präparaten eine andre Gefäßverteilung und zwar entsteht V. orb. post. vermittels eines Astes aus der V. ophthalmica. »Dieser Anfangsast der V. orb. post. liegt somit bedeckt von dem M. rectus oculi inferior und dorsal von dem M. levator bulbi.« Nach den Befunden von H. Virchow mündet die V. ophthalmica unmittelbar in die V. orbitalis post. Auf meinen Präparaten finde ich eine Verbindung der V. orb. post. mit der V. jug. interna; ich habe jedoch diese Frage speziell nicht untersucht und kann nichts darüber aussagen, inwieweit diese Verbindung typisch ist. Die V. episcleralis infer. post. ergießt sich in die V. orbitalis post. früher bevor sich letztere unter den M. rectus oculi inf. begibt, folglich lateral von der Mündungsstelle der V. ophthalmica von H. Virchow. Auf der nach einem getrockneten Präparat einer Schellackinjektion hergestellten Abbildung konnten diese gegenseitigen Beziehungen nicht erhalten werden, da der Bulbus oculi nach oben gewandt werden mußte, und die V. orb. post. infolge der Austrocknung der Muskeln aus ihrer normalen Lage caudalwärts verschoben worden ist.

Meine Beobachtungen der Verteilung der großen venösen Gefäße der Orbita hinter dem Bulbus oculi sind an einer geringen Anzahl von Präparaten gemacht worden, infolgedessen wage ich es nicht, die beschriebene Verbindung als typisch anzusprechen. In Ergänzung zu den Worten H. Virchows: »die Gefäße im Froschauge sind ganz anders verteilt wie im Säugetierauge« kann ich hinzufügen, daß auch auf der Oberfläche des Augenbulbus vom Frosch die Gefäße anders verteilt sind als bei den Säugetieren. Ein Vergleich mit andern Wirbeltieren ist wegen Mangels an Befunden zunächst zwecklos.

Vorliegende Untersuchung ist in dem Laboratorium des Herrn Prof. Dr. H. Virchow (Anatomisches Institut in Berlin) unter seiner unmittelbaren Leitung ausgeführt worden, wofür ich ihm hier meinen tiefsten Dank ausspreche.

Die Hauptergebnisse der Arbeit.

1) Im Kammerdreieck des Frosches sind vier Muskeln vorhanden: M. protractor lentis dorsalis, M. protractor lentis ventralis, M. tensor chorioideae dorsalis, M. tensor chorioideae ventralis.

2) Die Anwesenheit der beiden Protractores hat eine entscheidende Bedeutung für die Form des Kammerdreiecks, des Ciliarkörpers und die Gefäßverteilung des episcleralen Netzes.

3) Im Kammerdreieck des Frosches sind zwei Schlemmsche Sinus vorhanden: Sinus venosus dorsalis und Sinus venosus ventralis.

4) Die Gefäße des episcleralen Netzes sind dermaßen angeordnet, daß die Hauptmasse des arteriellen Blutes zum dorsalen Abschnitt des Annulus pericornealis strömt; die Hauptmasse des venösen Blutes fließt in dem ventralen Abschnitt ab.

5) Die Arterien des Lides und des episcleralen Netzes gehören dem System der A. occipito-vertebralis an, die Venen dem System der V. cutanea magna.

6) Die unsymmetrische Entwicklung der Irisarterien, der Arterien und Venen des Glaskörpers erfolgt infolge eines ungleichmäßigen Wachstums der verschiedenen Augenquadranten in der Embryonalperiode.

7) Die Iris des Frosches zeichnet sich durch die Anwesenheit des ventralen Pupillarknotens, eines Derivats der Augenblasenspalte, aus; derselbe enthält beim erwachsenen Tier ein verdicktes, modifiziertes Stroma, stellt jedoch in der Embryonalperiode ein Gebilde rein epithelialer Herkunft dar.

Berlin, im März 1905.

Literaturverzeichnis.

1. A. Angelucci, Über Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. XIX. 1881.
2. Asayama, Zur Anatomie des Ligamentum pectinatum. Arch. f. Ophthalm. Bd. LIII. 1901.
3. Th. Beer, Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. LXXIII. 1899.
4. Budge, Über die Bewegung der Iris. Bonn 1855.
5. Burow, De vasis sanguiniferis ranarum. Dissert. Regiomontani 1838.
6. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig 1885.
7. Chatin, Les organs des sens. Paris 1880.
8. G. Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, gesammelt von C. Duméril. 2. Thl. Übersetzt und mit Anmerkungen und Zusätzen vermehrt von J. F. Meckel. Leipzig 1809.
9. C. Faber, Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Gekrönte Preisschrift. Leipzig 1876.
10. E. Gaupp, A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Braunschweig 1904.
11. Gruenhagen, Über das Vorkommen eines Dilatator pupillae in der Iris des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. f. rat. Medizin (Henle und Pfeiffer). 3. Reihe. Bd. XXVIII. 1866.
12. —— Über die Muskulatur und die Bruchsche Membran der Iris. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.
13. —— Über den Sphincter pupillae des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. LIII. 1893.
14. F. Helfreich, Über die Nerven der Conjunctiva und Sclera. Würzburg 1870.
15. H. Herzog, Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVI. 1902.
16. C. K. Hoffmann, Amphibien. Bronns Klassen und Ordnungen. 1873—1878.
17. A. Iwanoff u. J. Arnold, Mikroskopische Anatomie des Uvealtractus und der Linse. Graefe und Saemisch, Handbuch der ges. Augenheilkunde. Bd. I. Abth. 1. 1894.
18. H. Lauber, Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbelthiere. Anat. Hefte. Bd. XVIII. Heft 2. 1901.
19. C. Langer, Über das Lymphgefäßsystem des Frosches. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Bd. LV. Abth. I. Wien 1867.
20. Th. Leber, Archiv für Ophthalmologie. 1878. Bd. XIX. 2. Abth.
21. R. Leuckart, Organologie des Auges. Graefe und Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. II. Bd. 2. Theil. Leipzig.
22. E. Kallius, Das Sehorgan. Ergebnisse der Anat. und Entwickl. Merkel und Bonnet. Bd. X. 1900.
23. W. Koch, Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

24. J. Koganeï, Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
25. L. Königstein, Beobachtungen über die Nerven der Cornea und ihre Gefäße. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. LXXVI. 3. H. 1877.
26. E. Müller, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LVII.
27. Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. XII. Paris 1876.
28. G. Retzius, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Thiere. Biol. Unters. N. F. Bd. VI. 1894.
29. M. Nussbaum, Die Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LVIII.
30. D. Tretjakoff, Langgestreckte Kerne im Samenblasenepithel des Grasfrosches. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Physiol. Bd. XX. 1903.
31. Szili, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter pupillae des Menschen. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. LIII.
32. E. Schoebel, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. philos. Leipzig 1890.
33. E. Steinach, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Zweite Mittheilung. Über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen und über die denselben aufbauenden pigmentierten glatten Muskelfasern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LII. 1892.
34. Steinach u. Kohn, Echte Kontraktilität und motorische Innervation der Blutcapillaren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XCVII. 1903.
35. G. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
36. H. Virchow, Über die Gefäße im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. Heft 2. 1881.
37. —— Über den ciliaren Muskel des Frosches. Verhandl. d. physiol. Gesellsch. Berlin. Jahrgang 1884/1885.
38. —— Über die verschiedenen Formen des Ligamentum pectinatum iridis. Ibid. Jahrg. 1884/1885.
39. —— Referat im Jahresberichte 1902.
40. Vogt u. Jung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. 1889—1894.
41. H. de Waele, Recherches sur l'anatomie comparée de l'œil des Vertébrés. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XIX. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX—XXI.

Fig. 1. Ein Schnitt durch den ventralen Teil des Kammerdreiecks, welcher fast genau horizontal verläuft und den ventralen M. protractor lentis längs trifft. Die topographischen Verhältnisse werden durch einen Blick auf Fig. 8 dieser Tafel

vervollständigt, wobei die verschiedenen Vergrößerungen zu berücksichtigen sind. *Rana fusca.* 1%ige Chromsäure, Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 60mal. *A*, Annulus pericornealis; *AA*, Bogen der Arteria ophthalmica, vgl. Fig. 11, Taf. XX; *E*, Epithel an der Grenze von Cornea und Conjunctiva, schief getroffen; *Mv*, ventraler M. protractor lentis; *P*, der untere mittlere Processus ciliaris; *T*, Gerüstwerk des Kammerdreiecks.

Fig. 2. Kammerdreieck, rechtwinklig zum dorsalen M. protractor lentis getroffen; siehe behufs Orientierung Fig. 5 im Text (S. 348). Flächenbild des Gerüstwerks. *Rana fusca.* Flemmingsche Flüssigkeit, Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 140mal. *Co*, Cornea; *F*, circuläre Bündel der bindegewebigen Fasern; *L*, platte Balken des Gerüstwerks, welche frei von Pigmentzellen sind (s. S. 344); *Md*, M. protractor lentis dorsalis im Querschnitt; *P*, mittlerer Faltenkomplex; *Pg*, Pigmentzellen des Gerüstwerks (S. 343).

Fig. 3. Pigmentzellen und bindegewebige Fasern der cameralen Wand des Kammerdreiecks von der Fläche gesehen. Schnittrichtung wie in Fig. 2. *Rana fusca.* Sublimat, Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 300mal. *F*, Bündel der bindegewebigen Fasern; *Ne*, Kerne der Endothelzellen; *Np*, Kerne der Pigmentzellen; *P*, Pigmentzellen; *Z*, schwimmhautartig liegende Endothelzelle.

Fig. 4. Senkrechter meridionaler Schnitt in der Mitte der dorsalen Hälfte des Auges von *Rana fusca.* Das Tier war mit Chromsäure-Formalin injiziert. Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 110mal. *Co*, Cornea propria; *Ee*, Cornealepithel; *Ej*, Conjunctivalepithel; *Mpr*, M. protractor lentis dorsalis; *Md*, Membrana Descemetii; *S*, Sclera; *SS*, Sinus venosus Schlemmii; *Scj*, subconjunctivales Bindegewebe; *Vc*, Querschnitte der Gefäße des Annulus pericornealis; *Zp*, Pigmentzellen des Annulus pericornealis; *Zt*, Pigmentzellen des Kammerdreiecks.

Fig. 5. Meridionaler Schnitt durch das Kammerdreieck an der temporalen Seite. *Rana esculenta.* Sublimat, Paraffinschnitt 5 μ dick. Bleichung mit Chlorwasser und Färbung mit Eisenhämatoxylin. Vergrößerung 300mal. *A*, Annulus pericornealis, seine Pigmentzellen und bindegewebigen Fasern (schwarz); *Ch*, Chorioidea; *Co*, Cornea; *D*, Membrana Descemetii; *D.t*, Ende der Membrana Descemetii; *Ed*, Endothel der Membrana Descemetii; *Ei*, Endothel der vorderen Irisfläche; *F*, circuläre Bündel der bindegewebigen Fasern; *Mh*, Membrana hyaloidea des Ciliarkörpers; *S*, Sclera; *Ts*, scleraler Fortsatz des Kammerdreiecks.

Fig. 6. Meridionaler senkrechter Schnitt durch den dorsalen Pupillarrand der Iris. *Rana fusca.* Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser, Färbung mit Eisenhämatoxylin, Nachfärbung nach van Gieson. Vergrößerung 300mal. *Ee*, äußeres Blatt des Irisepithels, welches sich in *D*, Dilatatorfasern fortsetzt; *Ei*, inneres Blatt des Irisepithels; *En*, Endothel der vorderen Fläche der Iris; *P*, Grenzschicht (Gaupp) der Iris; *S*, bindegewebige Fasern des Irisstroma; *Sph*, M. sphincter pupillae; *V*, Blutgefäß, welches der vorderen Fläche der Iris anliegt.

Fig. 7. Senkrechter Schnitt durch die nasale Seite der Iris. *Rana fusca.* Behandlung wie bei dem vorigen Präparat. Vergrößerung 300mal. *D*, Dilatatorfasern im Querschnitt; *Ei*, inneres Blatt des Irisepithels; *En*, Endothel der vorderen Fläche der Iris; *P*, Grenzschicht (Gaupp) der Iris; *S*, bindegewebige Fasern des Irisstroma; V_1, Gefäß, welches in der Irisfalte liegt; V_2, Gefäß, welches der vorderen Fläche der Iris anliegt; V_3, Gefäß, welches im Irisstroma liegt.

Fig. 8. Meridionaler Schnitt durch den ventralen Ciliarkörper von *Rana fusca.* Sublimat, Färbung nach van Gieson. Vergrößerung 110mal. *A*, Annulus pericornealis mit Gefäßen des Hornhautrandes; *Cj*, Conjunctiva bulbi; *Co*, Cornea

propria mit Membrana Descemetii; *Ec*, Cornealepithel; *Ej*, Conjunctivalepithel; *F*, künstliche Spalte; *I*, Iris; *Mb*, Grundplatte des Ciliarkörpers; *Mh*, Membrana hyaloidea des Ciliarkörpers; *Mt.c*, circuläre, *Mt.m*, meridionale Fasern des M. tensor chorioideae (S. 360); *Mv*, ventraler M. protractor lentis; *O*, Orbiculus ciliaris; *Pc*, Spitze des Processus ciliaris; *Pl*, untere conjunctivale Falte (S. 403); *S*, Sclera; *S.S*, Sinus venosus Schlemmii; *T*, Gerüstwerk des Kammerdreiecks; *V*, Querschnitt des Irisgefäßes, ungewöhnliche Lage im Gerüstwerk.

Fig. 9. Ein Schnitt durch das Gerüstwerk des Kammerdreiecks, rechtwinklig zum dorsalen M. protractor lentis geführt. Siehe behufs Orientierung Fig. 8, Taf. XIX. Flächenbild des Gerüstwerks wie in Fig. 2, Taf. XIX. Flemmingsche Flüssigkeit, Färbung nach van Gieson. *Rana fusca*. Vergrößerung 300mal. *F*, circuläre Bündel der bindegewebigen Fasern; *P*, Pigmentzellen; *T*, platte Balken des Gerüstwerks.

Fig. 10. Meridionaler senkrechter Schnitt durch den ventralen Pupillarknoten neben seiner Mitte. *Rana fusca*. Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser, Färbung mit Eisenhämatoxylin, Nachfärbung nach van Gieson. Vergrößerung 300mal. *C*, Linsenkapsel; *D*, Dilatatorfasern; *Ed*, Endothelzellen der vorderen Fläche der Iris; *Ei*, Epithel der hinteren Fläche der Iris; *En*, Irisepithel im Bereich des Knotens (S. 374); *Le*, Grenze zwischen Endothel und Epithel; *Sn*, Stroma des Knotens (S. 375); V_1, Gefäß, welches der vorderen Fläche der Iris vorgelagert ist; V_2, Gefäß, welches an der vorderen Seite des Knotens liegt.

Fig. 11. Gefäße der Iris, des Corpus ciliare und des anstoßenden Teiles der Chorioidea. Injektion mit blauer Gelatinemasse. Das Präparat wurde photographiert und von der Photographie Pause genommen. Das Präparat war der Fläche nach ausgebreitet worden, wobei infolge der starken Wölbung desselben einige Faltungen entstanden und einige Einschnitte notwendig wurden; diese sind bei der Darstellung ausgelassen. Das Gefäßnetz ist von der inneren Fläche zu sehen. Vergrößerung 26mal. *Ac*, gemeinsamer Stamm (Arterienbogen) der A. iridis nasalis und der A. hyaloidea (Variante); *Ah.n*, nasaler Ast der A. hyaloidea; *Ah.t*, temporaler Ast der A. hyaloidea; *Ai.n*, A. iridis nasalis; *Ai.t*, A. iridis temporalis; *A.m*, Randschlingen; *A.o*, A. ophthalmica; *Nv*, ventraler Pupillarknoten; *P*, Pupillarrand; *R.c*, Capillarnetz des Corpus ciliare mit seinen Abteilungen für die einzelnen Falten; *R.i*, vorderes (äußeres) Netz der Iris; *Vch.i.h*, nasale Wurzel der ventralen Chorioidealvene; *Vch.i.t*, temporale Wurzel derselben; *Vch.s.n*, nasale Wurzel der dorsalen Chorioidealvene; *Vch.s.t*, temporale Wurzel derselben; *Vh*, Stamm der V. hyaloidea, der in der Chorioidea gelegen ist; *Vh.c*, Sammelstelle der V. hyaloidea aus ihren drei Hauptästen; *V.r.ch*, Vasa recta chorioideae; *V.r.i*, Vasa recta iridis; *V.r.o*, Vasa recta orbiculi ciliaris; *Z.an*, gefäßfreie Zone des Pupillargebietes.

Fig. 12. Das episclerale Randnetz vom linken Auge von *Rana fusca*. Injektion mit blauer Gelatine. Der arterielle Anteil der Gefäßanordnung ist mit Hilfe von Schellackpräparaten festgestellt worden. Photographie. Vergrößerung 26mal. *A.ep.i.a*, A. episcleralis inferior anterior (Endäste); *A.ep.i.p*, A. episcleralis inferior posterior (Endäste); *A.ep.s.a*, Ramus episcleralis A. palpebr. sup. anter.; *A.ep.s.m*, Ramus episcleralis A. palp. super. med.; *A.ep.s.p*, Ramus episcleralis A. palp. super. poster.; *A.m*, Randschlingen des Capillarnetzes; *n*, nasal; *t*, temporal; *V.ep.p*, Vena episcleralis anterior.

Fig. 13. Das episclerale Randnetz des rechten Auges von *Rana esculenta*. Injektion mit blauer Gelatine. Der arterielle Anteil der Gefäßwandung ist mit Hilfe von Schellackpräparaten festgestellt worden. Photographie. Vergrößerung 23mal. *A.ep.i.a*, A. episcleralis inferior anterior; *A.ep.i.p*, A. episcleralis inferior posterior; *A.ep.s.a*, Ramus episcleralis A. palp. sup. ant.; *A.ep.s.p*, Ramus episcleralis A. palp. sup. post.; *A.m*, Randschlingen des Capillarnetzes; *n*, nasal; *R.c*, Conjunctivalcapillaren; *t*, temporal; *V.ep.a*, V. episcleralis anterior; *V.ep.p*, V. episcleralis posterior.

Fig. 14. Schematische Darstellung der beiden SCHLEMMschen Sinus von *Rana esculenta* von der Rückseite (medialen Seite) aus gesehen, nach einem Injektionspräparat blauer Gelatine. Die dargestellten Augenteile (vordere Hälfte des Tractus uvealis) sind flach gelegt, so daß die Sinus in die Ebene der Zeichnung fallen. Vergrößerung 10mal. *Ao*, A. ophthalmica; *A.i.n*, A. iridis nasalis; *A.i.t*, A. iridis temporalis; *SS.d*, Sinus dorsalis; *SS.v*, Sinus ventralis.

Fig. 15. Arterien des Lids und des Annulus pericornealis in der rechten Kopfhälfte von *Rana esculenta*, welche so gedreht ist, daß das Trommelfell in der Fläche der Zeichnung liegt. Die Haut ist nur von der medialen Partie des Präparates abgeschnitten. Das obere Lid ist gleichfalls entfernt und das untere Lid dagegen durch einen senkrechten Schnitt halbiert und in zwei Lappen abwärts geklappt. Kombiniert nach verschiedenen Schellackinjektionspräparaten. Vergrößerung 2,5mal. *A.ep.i.a*, A. episcleralis inferior anterior; *A.ep.i.p*, A. episcleralis inferior posterior; *A.p.i.a*, A. palpebralis inferior anterior; *A.p.i.p*, A. palpebralis inferior posterior; *A.p.s.a*, A. palpebralis superior anterior; *A.p.s.m*, A. palpebralis superior media; *A.p.s.p*, A. palpebralis superior posterior; *A.post*, A. temporalis; *A.prae*, A. praeorbitalis (R. descendens A. orbito-nasalis, nach GAUPP); *A.o.n*, A. orbito-nasalis; *A.occ*, A. occipitalis; *Fd*, Fascia dorsalis; *Mpt*, M. pterygoideus; *Mrop*, M. rectus oculi superior; *Mt*, M. temporalis; *M.tymp*, Trommelfell; *rp*, Ramus palpebralis; *re*, Ramus episcleralis.

Fig. 16. Venen des Annulus pericornealis. *Rana esculenta*. Skelet des Kopfes mit Bulbus und mit den getrockneten Weichteilen, welche die untere Wand der Orbita bilden, etwas von oben gesehen. Der Bulbus ist aufwärts geschoben, dabei jedoch nicht gedreht. Schellackinjektion. Vergrößerung 1,5mal. *V.ep.a*, V. episcleralis anterior; *V.ep.p*, V. episcleralis posterior; *V.f*, V. facialis; *V.j*, V. jugularis interna; *V.n*, V. nasalis externa; *V.o.a*, V. orbitalis anterior; *V.o.p*, V. orbitalis posterior.

Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara.

Von

H. Otto und C. Tönniges.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel XXII—XXVII und 29 Figuren im Text.

I. **Herkunft und Anlage der Organe.**
  Mesoderm und Pericard. Von C. Tönniges und H. Otto.
II. **Organentwicklung.**
  1) Herz und Gefäße. Von C. Tönniges.
  2) Nieren und Ausfuhrgänge. Von H. Otto.
  3) Geschlechtsorgane. Von H. Otto.
III. **Theoretische Betrachtungen betreffs**
  1) Pericard- und Herzverhältnisse. Von C. Tönniges.
  2) Nieren- und Gonadenverhältnisse. Von H. Otto.

Einleitung.

Im Anschluß an seine Untersuchungen über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina* studierte Tönniges die weitere Enwicklung, und zwar besonders im Hinblick auf die mesodermalen Teile, was schon deshalb nahe lag, weil er speziell in dieser Beziehung mit den Angaben v. Erlangers am wenigsten übereinstimmen konnte. Wenn dies bezüglich der frühen Entwicklungsstadien der Fall war, so mußte auch Zweifel hinsichtlich der späteren Stadien aufsteigen, und so erschien es wünschenswert, daß auch die wichtigen Beobachtungen v. Erlangers über die Organogenese dieses Prosobranchiers einer Nachprüfung unterzogen wurden. Die hierüber vorliegenden Untersuchungen von Tönniges sind bereits vor einer Reihe von Jahren angestellt, völlig abgeschlossen und auch niedergeschrieben worden. Von ihrer Veröffentlichung hat Tönniges damals abgesehen.

Im Jahre 1899 veröffentlichte Tönniges[1] seine Untersuchungen in einer kurzen Mitteilung in den Marburger Sitzungsberichten, teils aus den oben genannten Gründen, teils im Hinblick auf die neueren Arbeiten über Gastropodenentwicklung, speziell diejenigen von Meisenheimer[1] über *Limax maximus* (1896 u. 1898). Dieselben bieten mit der früheren Publikation von Tönniges über *Paludina* insofern gewisse Berührungspunkte, als Meisenheimer nicht ein, im Sinne der früheren Autoren von Urmesodermzellen herrührendes Mesoderm feststellen konnte, sondern die sonst »mesodermalen Organe«, wie Pericard, Herz und Niere, auf eine gemeinsame Organanlage zurückführt, die in Form einer Ectodermwucherung entsteht. Weiterhin kommt nach Meisenheimers Untersuchungen an *Limax maximus* ein andrer Punkt in Betracht; das Herz bildet sich nämlich bei dieser Form nicht nach dem Pericardium und aus diesem heraus, sondern entsteht vor dem letzteren. Das Pericard hingegen bildet sich erst sekundär durch Loslösung der äußeren Zellenschicht vom ursprünglichen Herzschlauch. Ferner wurden in jüngster Zeit auch die älteren Untersuchungen Rabls[2] über *Planorbis*, einem basommatophoren Pulmonat, im hiesigen Institute nachgeprüft[3], da sie insofern von den neuen Befunden über Gastropodenentwicklung abwichen, als Rabl, wie v. Erlanger bei *Paludina*, die Entstehung von Pericard, Herz, Niere aus dem Mesoderm, in diesem Falle aus der Makromere D stammend, nachwies. Somit erschien wegen der nahen Beziehungen dieses Pulmonaten und *Paludina* hinsichtlich der Herkunft und Anlage von Pericard, Herz, Niere, auch die Nachprüfung und Veröffentlichung der gewonnenen Resultate der Entwicklung von *Paludina* wünschenswert.

---

[1] C. Tönniges, Zur Organentwicklung von *Paludina vivipara*. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Nr. 1. Januar 1899.

Dieses sind einige so wichtige Punkte, welche, wie gesagt, dazu drängten, die an *Paludina* gewonnenen Ergebnisse mitzuteilen.

Aus diesem Grunde haben in der vorliegenden Abhandlung die Pericard-, Herz- und Nierenbildung, und im Anschluß hieran diejenige der Genitalorgane auch eine besondere Berücksichtigung erfahren.

Die Ausbildung der allgemeinen Körperform, des Nervensystems und im Zusammenhang damit die der Sinnesorgane und schließlich auch die des Circulationssystems tritt dafür mehr in den Hintergrund, obwohl sie immerhin, sobald es zum allgemeinen Verständnis der Entwicklungsvorgänge nötig war, genügende Berücksichtigung erfahren hat.

---

[1] J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. I. u. II. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXII u. LXIII. 1896 u. 1898.

[2] C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

[3] O. Poetzsch, Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie. XX. Bd. Heft 3. 1904.

Während Tönniges speziell die Bildung des Herzens und der Gefäße ausarbeitete, untersuchte ich an der Hand neu angefertigter Präparate nochmals die bereits von Tönniges festgestellte Bildung des Mesoderms, sowie diejenige des Pericards und der Herz- und Nierenanlage, die einige Erweiterungen erfuhren. Speziell machte ich es mir zur Aufgabe, das weitere Verhalten der beiden Nieren und ihrer Ausführgänge, sowie vor allem die Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zu ihrer definitiven Gestaltung zu studieren. Eine Bearbeitung gerade der ältesten Stadien der Geschlechtsorganentwicklung war aus dem Grunde geboten, weil noch vor Abschluß meiner Untersuchungen J. Drummond[1] eine Arbeit über die Entwicklung von *Paludina* veröffentlichte, in der ich zwar einerseits eine teilweise Bestätigung meiner eignen Befunde vorfand, anderseits aber die Notwendigkeit einer eingehenderen Darstellung der Genitalorganentwicklung sowohl in den früheren, als auch in den späteren Stadien bedingt sah.

Im Anschluß hieran habe ich die den Hauptteil der Drummondschen Untersuchungen ausmachenden Betrachtungen über die Torsionsverhältnisse bei *Paludina* und über die verschiedenen bestehenden Theorien der Gastropodenasymmetrie einer Nachprüfung unterzogen. Ich bemerke bereits an dieser Stelle, daß ich diese wichtigen Befunde J. Drummonds nur bestätigen kann und ihre Ansichten betreffs Entstehung der Asymmetrie fast in sämtlichen Punkten für zutreffend halte.

Material und Untersuchungsmethoden.

Dadurch, daß ich nach einer, nach den verschiedenen Hauptaltersstufen der Embryonen aufgestellten Tabelle unter jeweiliger Eintragung von Datum und Anzahl der gesammelten Embryonen von Anfang an mein Material sortierte, kannte ich mein Material genügend, um das Fehlen eines Stadiums auszuschließen. Zugleich kann ich an der Hand dieser Tabelle die Angaben von Tönniges[2] über die verschiedenen Entwicklungsperioden der einzelnen Jahreszeiten bestätigen und vor allem statistisch nachweisen, daß die ältesten sich im Uterus vorfindenden, schon mit einer starken und gut gewundenen Schale versehenen Embryonen, bereits hier den Winter durchgemacht haben, da man z. B. im Juni und Juli gleichzeitig jüngere und besonders zahlreich diese älteren Embryonen antrifft, während die mannigfachen Übergangsstadien nur in sehr geringer Anzahl auftreten und fast gänzlich fehlen. Erst nach und nach stellen sich diese zahlreicher ein, wie in gleichem Maße die jüngeren spärlicher werden und schließlich völlig schwinden, indem sie eben zu älteren Stadien heranwachsen (August). Von diesen werden die in der Entwicklung am meisten vorgeschrittenen Formen, wenn günstige Bedingungen gegeben sind, geboren, während die übrigen im Uterus überwintern. Diese Zurückbehaltung der Jungen im Mutterleibe ist eine vorteilhafte Einrichtung, welche die Embryonen vor Wechselfällen, namentlich des Austrocknens schützt, und damit die geographische Verbreitung erleichtert.

---

[1] M. Isabella Drummond, The development of *Paludina vivipara.* Quart. Journal of Microsc. Sc. Vol. XLVI. T. I. London 1903.

[2] C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara.* Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.

Um im Winter stets auch frisches, d. h. lebendes Material an der Hand zu haben, brachte ich diese ältesten der sich im Uterus vorfindenden Embryonen in ein geeignetes, mit Wasserpflanzen ausgestattetes und durchlüftetes Aquarium, in welchem sie sich trefflich entwickelten und heranwuchsen. Dadurch, daß ich in bestimmten Zwischenräumen mehrere dieser künstlich geborenen Embryonen konservierte, die andern sich weiter entwickeln ließ, habe ich mir eine lückenlose Reihe auch dieser ältesten Entwicklungsformen verschafft, was namentlich für das Studium der späteren Gestaltung der Geschlechtsorgane von Wichtigkeit war. Auch scheinen die so aufgezogenen Tiere in ihrer Entwicklung schneller fortzuschreiten als ihre Altersgenossen, die die gleiche Zeit im Uterus zubringen müssen, denn, vergleiche ich die jetzt bereits ein halbes Jahr — Anfang August künstlich geborenen — im Aquarium lebenden Embryonen mit einem ältesten Exemplar der sich zu dieser Zeit — Februar — im Uterus befindenden Embryonen, so stelle ich einen beträchtlichen Unterschied in Größe, sowie in Stärke der Schale usw. fest.

Die Methoden der Untersuchung sind bis auf die Konservierung im allgemeinen dieselben, welche Tönniges in seiner Arbeit über Mesodermbildung ausführlich beschreibt, und auf welche ich verweise.

Ich möchte hervorheben, daß neben der Konservierung mit Zenker- und Hermannscher Flüssigkeit mir namentlich ein Gemisch aus Eisessig-Sublimat-Alkohl beste Dienste geleistet hat; selbst feinste Plasmafortsätze der Mesenchymzellen waren bei jungen wie bei ältesten Embryonen ausgezeichnet fixiert.

Eine Schwierigkeit bieten oft ältere Embryonen; sobald diese Schale und Columellarmuskel entwickelt haben, ziehen sie sich bei einem sie treffenden Reiz äußerst leicht in die Schale zurück, wodurch natürlich das Studium der von solchen kontrahierten Tieren gewonnenen Schnitte sehr erschwert, ja eine bestimmte Orientierung, Schnittrichtung usw. meist unmöglich ist.

Durch vorsichtigen Zusatz von Cocain gelingt es nach und nach die Tiere zu lähmen und in ausgestrecktem Zustande zu konservieren, wobei aber wieder der Übelstand zu bedenken ist, daß bei zu langem Verweilen in Cocain eine recht bemerkenswerte Maceration eintritt, und daß es nicht leicht ist, genau die Zeit abzupassen, wo zwar Lähmung, aber noch keine Benachteiligung der histologischen Elemente eintritt.

Ich erhielt viele, sehr gut ausgestreckt fixierte Exemplare dadurch, daß ich es dem Zufall überließ und ausgestreckte Embryonen, ohne vorherige Behandlung mit Cocain, mit ZENKERscher Flüssigkeit heiß, oder auch mit einem kalten Konservierungsmittel übergoß; unter den in großer Menge so fixierten Objekten befand sich dann stets eine ganz ansehnliche Anzahl gut konservierter Embryonen mit dem gewünschten ausgestreckten Fuß.

Die Schale selbst entkalkte ich durch Salzsäure-Alkohol. Dieses Verfahren wird dadurch erschwert, daß wohl die Schale genügend entkalkt, aber die stärkere noch nicht genügend entkalkte Columella dem Messer erheblichen Widerstand leistet und das Anfertigen tadelloser Schnitte verhindert. Eine zu lange Salzsäurebehandlung ist wiederum für die Gewebe sehr nachteilig.

Man geht am sichersten, wenn man diese älteren Embryonen vor dem Konservieren, also lebend, von ihrer Schale befreit. Nach einiger Übung und mit größter Vorsicht gelingt es, ohne das Tierchen zwischen den Fingern zu zerdrücken, die Schale bis auf eine gewisse Strecke hin mit einer sehr feinen Schere aufzuschneiden, Teile der Schale abzusprengen, und dann durch Festfassen des schon widerstandsfähigen Operculums mittels einer Pincette, das Tier von der Columella abzuwinden und schalenfrei zu konservieren. Zur Erzielung guter Schnitte von im Aquarium lebenden Paludinen weise ich darauf hin, daß das Aquarium keinen Sand oder dergleichen enthalten darf, welcher sich andernfalls im Darmtractus beim Schneiden unliebsam bemerkbar macht.

Die Orientierung geschah mittels Nadel, in der von TÖNNIGES bereits beschriebenen Art. Jedoch wandte ich bei allerjüngsten

Stadien wie Blastulae, Gastrulae und anschließenden Stadien die von R. W. Hoffmann im XV. Bande der »Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie« angegebene und im hiesigen Institute viel verwendete, äußerst brauchbare Nelkenöl-Kollodiummethode mit Erfolg an, welche ein genaues Orientieren unter dem Mikroskop ermöglicht und eine bestimmte Schnittrichtung gewährleistet. Diese Einbettungsweise bereitet auch beim Schneiden keine besonderen Schwierigkeiten.

Die Schnittrichtung wurde sagittal, transversal und frontal gelegt; letztere also bei älteren Embryonen parallel der Kriechsohle. Die Schnittstärke beträgt 5 μ, bei ältesten Embryonen das Doppelte. Die Querschnitte folgen von hinten nach vorn, so daß die linke Seite des mikroskopischen Bildes und somit der Abbildungen auch der linken Seite des Tieres entspricht.

Als Färbungsmittel habe ich Alaunkarmin und vor allem Hämatoxylin als am besten befunden. Ich erhielt sehr gut differenzierte und saubere Präparate durch Totalfärben des zu schneidenden Embryos. Allerdings gebe ich zu, daß erst eine längere Erfahrung und Übung dieser Art zu färben es ermöglicht, zufriedenstellende Färbungen zu erzielen; es übertrifft diese Färbungsart bei weitem diejenige der Schnittfärbung durch die gerade angenehmste Stärke der Färbung und nicht zum wenigsten durch das gänzliche Fehlen irgend welcher Niederschläge, die man bei der Schnittfärbung häufig genug antrifft. Der Farbstoff muß in möglichster Verdünnung (wenigstens mit $^1/_3$ Aqua dest.) und dafür längere Zeit einwirken. Sehr gute Dienste leistete mir weiterhin die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode, die für gewisse Zwecke nicht zu entbehren ist.

Außer an Schnitten stellte ich meine Untersuchungen auch an Totalpräparaten sowohl in toto als auch an herauspräparierten Teilen an; für diese Art der Untersuchung bevorzugte ich Alaun- und Boraxkarminfärbung.

Endlich habe ich mit wenigen Worten noch die Anfertigung von Rekonstruktionen zu besprechen, die ich zum richtigen Verständnis gewisser Verhältnisse unbedingt nötig fand. Für einfachere Verhältnisse genügte die graphische Methode von Kaschtschenko, die aus den Liniensystemen ein plastisches Bild auszuarbeiten verstehen muß; es werden aus Schnittserien entsprechende Zeichnungsserien mittels Zeichenprismas angefertigt, der Verlauf der betreffenden Organe durch diese Zeichnungsserien verfolgt und durch Projektion auf Horizontal- und Vertikalebene versinnbildlicht. Dieses Verfahren wandte auch

v. Erlanger an, um das Hinterende verschiedener Embryonen zu rekonstruieren.

Von der Ansicht ausgehend, daß die einzige Methode, die es ermöglicht, eine wirkliche und vollkommen richtige, räumliche Vorstellung der untersuchten Organe zu gewinnen, die allerdings mühsame der Rekonstruktion nach Born vermittels Wachsplatten ist, verfertigte ich etliche Modelle, um mir kompliziertere Verhältnisse vor Augen zu führen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Veranlassung und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, für die Teilnahme und das Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, sowie für das mir stets bewiesene Wohlwollen meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Ebenfalls ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. C. Tönniges für die vielfachen Ratschläge herzlichst zu danken.

I. Herkunft und Anlage der Organe.

(Pericard, Herz, Nieren, Geschlechtsorgane.)

1. Die Entstehung des Mesoderms.

Zum Verständnis der zu schildernden embryonalen Vorgänge muß eine kurze Wiederholung der bereits von Tönniges[1] in seiner Abhandlung über die Mesodermbildung bei *Paludina* erhaltenen Resultate, die durch diese neuen Untersuchungen gefestigt worden sind, vorausgeschickt werden. Wir beginnen aus diesem Grunde mit einem sehr frühen Stadium.

Kurz nach Vollendung der Gastrulation sollte nach v. Erlanger[2] am Urdarm von *Paludina* in der Nähe des Blastoporus eine zweizipflige Aussackung entstehen, die sich, indem sie sich durch weiteres Auswachsen in die primäre Leibeshöhle einschiebt, schließlich abschnürt und als geschlossener Epithelsack mit symmetrischer Gestaltung an der Ventralseite des Urdarms zu liegen kommt (ähnlich etwa wie bei *Sagitta* und den Echinodermen). Die äußere und innere Wand des Sackes legen sich einerseits dem Ectoderm, anderseits dem Entoderm dicht an, so daß auf einem gewissen Entwicklungsstadium der Vergleich mit einem somatischen und splanchnischen Blatt zulässig ist. Dieser Zustand ist jedoch nach v. Erlangers Auffassung nur ein vorübergehender, da der vermeintliche Cölomsack im weiteren Verlauf der Entwicklung stark verändert wird und eine nahezu vollständige Auflösung erfährt, indem sich ein großer Teil seiner Zellen als Mesenchymelemente in der Leibeshöhle verteilt, während der Rest als schwach erkennbares somatisches und splanchnisches Blatt persistiert. Nur zwei bläschenförmige Reste an der Ventralseite des Urdarms und in der Nähe des Blastoporus sind als letzte erkennbare Zeugen des ursprünglichen zweizipfligen Cölomsackes übrig geblieben. Sie werden späterhin von großer Bedeutung, da aus ihnen Pericard und die mit ihm in Verbindung stehenden Organe zur Entwicklung kommen. Soweit lauten die v. Erlangerschen Beobachtungen, welche, wenn sie zutreffend gewesen wären, für die Mollusken einen Verlauf der Mesodermbildung konstatiert hätten, wie er weder vor- noch nachher bei diesen Tieren aufgefunden worden ist. Sie hätten einen wichtigen Beitrag zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken zu andern Gruppen geliefert und fernerhin den Nachweis einer direkten Entstehung des Pericardiums aus dem Enterocöl ermöglicht, und sie haben auch einen gewissen Anklang gefunden, wie die Reproduktion dieser Stadien in Langs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie zeigt. Daß sie trotz der seitdem veröffentlichten entgegenstehenden Untersuchungen von Tönniges[1] auch in die 2. Auflage[2] dieses ausgezeichneten Handbuches übergingen, beweist, daß eine nochmalige Untersuchung und Darstellung auch dieser frühen Stadien der *Paludina*-Entwicklung nicht überflüssig war.

---

[1] C. Tönniges, Über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

[2] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.

Was bis zu dieser Zeit über die Mesodermbildung bei Mollusken bekannt war, ließ sich mit der v. Erlangerschen Beobachtung in keiner Weise in Einklang bringen, und da fernerhin durch die wenig naturgetreuen Abbildungen auch in v. Erlangers zweiter Publikation[3], und das Fehlen genügender Schnittserien seine Ergebnisse, welche so stark von früheren Beobachtungen abwichen, nicht genügend gestützt erschienen, so entschlossen wir uns zur nochmaligen Untersuchung dieser so wichtigen Entwicklungsvorgänge.

---

[1] C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.

[2] A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 1900. *Mollusca*: S. 411.

[3] R. v. Erlanger, Zur Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1894.

Die Furchung des Paludineneies wurde nur soweit berücksichtigt, als es zum Verständnis der späteren Vorgänge, welche zur Bildung des Mesoderms führen, nötig war. Infolge des geringen Dottergehaltes der Eier verschwinden bereits sehr frühzeitig die Größenunterschiede zwischen den Makro- und Mikromeren des sich anfangs inäqual furchenden Eies. Bereits auf dem zwölfzelligen Stadium sind nur noch geringe Unterschiede in der Größe der Blastomeren bemerkbar, welcher Umstand bald in hohem Maße die Orientierung des Eies und damit das weitere Studium der Furchung erschwert. Dieses Verhalten der Blastomeren des Paludineneies erschwert das Studium im Gegensatze zu den Eiern andrer Gastropoden, deren Makromeren lange Zeit im Verlauf der Furchung sichtbar bleiben, so daß wir die Furchung nur soweit verfolgten, um das Fehlen bestimmt ausgezeichneter Urmesodermzellen, worauf es uns hauptsächlich ankam, mit ziemlicher Sicherheit zu konstatieren.

Nachdem wir uns längere Zeit vergeblich bemüht hatten, am Totalobjekt die Zellenfolge über das 48-zellige Stadium hinaus zu verfolgen, sahen wir uns genötigt, die Schnittmethode in Anwendung zu bringen, um ältere Furchungsstadien auf das Einwandern von Urmesodermzellen in die Furchungshöhle zu untersuchen. Was wir jedoch bereits vorher von älteren Blastulae zu Gesicht bekommen hatten, zeigte unbestreitbar, daß von einem Vorhandensein von Urmesodermzellen in der Größe, wie sie bei andern Gastropoden gefunden sind, nicht die Rede sein konnte. Indessen war immerhin noch die Möglichkeit vorhanden, daß Zellen auf späteren als wie 48-zelligen Stadien einwandern konnten, obgleich die typischen Urmesodermzellen der meisten andern daraufhin untersuchten Gastropoden bereits vor diesem Stadium in der Furchungshöhle liegen. Die nun zur Anwendung gebrachte Schnittmethode löste auch diesen Zweifel in befriedigender Weise. Unter der großen Anzahl von Blastulae und zahlreicher Übergänge, die sich im Stadium der Gastrulation befanden, die daraufhin in Schnittserien zerlegt wurden, war auch nicht eine einzige zu finden, die eine Differenzierung in Urmesodermzellen und ein Hineinrücken derselben in die Furchungshöhle auch nur wahrscheinlich gemacht hätte. Das Ergebnis der Schnittmethode war also in dieser Hinsicht ein rein negatives und bewies die bereits an den Totalpräparaten gemachte Erfahrung. Die von Tönniges damals ausgesprochene Ansicht, daß im Verlauf der Furchung des Paludineneies keine erkennbaren Urmesodermzellen, welche bereits frühzeitig wie bei andern

Gastropoden in die Furchungshöhle einrücken, auftreten, hat durch dieses nochmalige eingehende Studium der daraufhin untersuchten Furchungsstadien ihre Bestätigung erfahren.

Zur weiteren Stütze dieser Ansicht dienen übrigens die älteren Beobachtungen von Bütschli[1] und von v. Erlanger[2] über das Fehlen von Urmesodermzellen sowohl in der Blastula als auch in der Gastrula des Paludineneies.

Bei der Frage, wie das Mesoderm entsteht, setzten nun die Untersuchungen v. Erlangers und Tönniges' ein. Nachdem letzterer in seiner Abhandlung im Zusammenhang mit der Mesodermbildung auch die Blastoporusverhältnisse unsres Prosobranchiers untersucht hatte, deren Ergebnisse bei unsrer jetzigen Betrachtung von geringerer Bedeutung sind, und die von vorn nach hinten verlaufende Schließung des Blastoporus konstatierten (siehe Original), beschrieb er in eingehender Weise die Bildung des Mesoderms an der Hand einer Anzahl möglichst genau wiedergegebener Schnitte. Für die Beweisführung eines so wichtigen und von den früheren Beobachtungen stark abweichenden embryonalen Differenzierungsvorganges mußten von v. Erlanger mindestens naturgetreue Abbildungen und zwar auf Grund von Schnitten verlangt werden. Zwar waren auch Schnitte von v. Erlanger angefertigt worden, nachdem jedoch Photogramme derselben (siehe Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1894, S. 113–118) veröffentlicht waren, mußte ihre Beweiskraft für die von v. Erlanger vertretene Auffassung entschieden in Abrede gestellt werden (siehe auch Nachtrag von Tönniges' Mesodermbildung).

Meine nun mit neuem Material und neuen Methoden angestellten Nachuntersuchungen haben nicht im geringsten die Tönnigesschen Ergebnisse ändern können, sondern führten zu denselben Bildern (Otto).

Nach der durch Invagination erfolgten Bildung einer flachen, mützenförmigen Gastrula mit großem, nahezu die Peripherie des Keimes umfassenden Blastoporus erfolgt durch allmähliches Zusammentreten und Verwachsen der Ränder von vorn nach hinten der Verschluß des Urmundes. Die ursprüngliche flache Gastrula ist durch diesen Prozeß nahezu kugelförmig geworden. Das Protostoma schließt sich, und der Embryo streckt sich ein wenig in die Länge, wodurch neben der bereits vorhandenen Primärachse, welche vom Apical- nach dem Protostompol zieht, eine auf dieser senkrecht stehende Dorsoventralachse festzustellen ist. Durch die Ausbildung dieser länglichen Form und durch das abgestumpfte Hinterende ist die Orientierung und Altersbestimmung des betreffenden Stadiums recht erleichtert. Fernerhin ist die obere Partie der Larve, welche später zum präoralen Teil des Embryos wird, durch reichliche Vacuolenbildung bedeutend heller gefärbt, so daß dadurch ein weiterer Anhalt zur Orientierung gegeben ist. Die Zellen des zukünftigen Velums sind ebenfalls schon erkennbar, wenn ihnen auch die Wimpern noch fehlen. Sie sind noch vacuolenreicher als die des übrigen präoralen Abschnittes und daher infolge ihrer Größe und ihrer hellen Färbung leicht von ihnen zu trennen. Dieser Kranz von Velarzellen liegt bereits bei sehr jungen Stadien nicht völlig äquatorial, sondern ist, seine spätere Wanderung andeutend, etwas dorsal verlagert. Sämtliche angeführte, leicht erkennbare Merkmale lassen die genaueste Bestimmung des Stadiums zu, welches, wie wir des weiteren sehen werden, für die Mesodermbildung von der größten Bedeutung ist. Die Orientierung der Embryonen ist daher, abgesehen von ihrer sehr geringen Größe, verhältnismäßig leicht. Oben und unten ist durch den größeren Längsdurchmesser und durch die hellere Beschaffenheit der präoralen Zellen, ventral und dorsal durch das etwas dorsal gerückte Velum erkennbar, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, auch durch dieses junge Stadium genaue Sagittalschnitte zu legen.

---

[1] O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge über *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1877.

[2] l. c.

Die Schnittserien zeigen nun ausnahmslos folgendes interessante Bild. Der Urdarm liegt als geschlossener Sack in der Furchungshöhle, da der Schluß des Blastoporus bereits vor einiger Zeit erfolgt ist. Ecto- und Entodermzellen sind auf diesen noch sehr jungen Stadien verhältnismäßig groß. Die Furchungshöhle ist, wie in der Gastrula, von nur geringer Ausdehnung, so daß sich beinahe Ecto- und Entoderm berühren und eine Ausstülpung aus dem Urdarm, wie sie v. ERLANGER beschrieb, nahezu mechanisch unmöglich ist. Von einer oder mehreren größeren Zellen innerhalb der Leibeshöhle, welche, in der Nähe des geschlossenen Blastoporus liegend, als Urzellen des Mesoderms zu deuten wären, ist nichts zu bemerken. Auch sonst findet sich in der gesamten Furchungshöhle keine einzige Mesodermzelle.

Auf diesen Stadien entsteht das Mesoderm, wie die etwas älteren Embryonen beweisen, bei denen bereits an Totalpräparaten deutlich

Mesodermzellen in der Furchungshöhle an der Ventralseite des Keimes zu bemerken sind.

Das Ectoderm des Embryos zeigt sich am Sagittalschnitt als eine geschlossene Epithelschicht. Nur an einer Stelle, welche auf der Ventralseite der Larve liegend, der Verschlußstelle des Blastoporus entspricht, zeigt das Ectoderm keine geradlinige Begrenzung, sondern einige seiner Zellen ragen kuppenförmig in die Furchungshöhle hinein (siehe Tönniges: Fig. 7, 8, 9, Taf. XXV)[1].

Das Entoderm bildet zu jeder Zeit eine zusammenhängende Zellschicht, die an keiner Stelle die Veränderungen aufweist, wie sie für das Ectoderm eben beschrieben wurden. Auf den nachfolgenden Stadien findet dann eine sich allmählich steigernde Einwanderung von Ectodermzellen statt (Tönniges, l. c. Fig. 10—12, Taf. XXV). Sie erreicht ihren Höhepunkt auf den Embryonalstufen, die auf Taf. XXII in Fig. 1—4 abgebildet sind, und die uns auch in den Fig. 13 und 14 auf Taf. XXV der Tönnigesschen Abhandlung entgegentreten. Es wurden bei den neuerdings von mir nochmals angestellten Untersuchungen namentlich diese für die Mesodermbildung älteren Stadien berücksichtigt und auch nur diese wiedergegeben, zumal bereits von Tönniges die vorhergehenden Stadien hinreichend klar dargestellt wurden (Tönniges, l. c. Fig. 7—12, Taf. XXV).

Es findet jetzt, nicht wie auf den vorhergehenden Embryonalstufen, nur im mittleren Teil der ventralen Partie des Keimes die Produktion von Mesodermelementen statt, sondern die ganze Fläche vom Velum bis zum sekundär neugebildeten After ist in Mitleidenschaft gezogen. Lage und Richtung der Kerne der austretenden Zellen, sowie lang ausgezogene Protoplasmafortsätze derselben, deren Spitzen noch teilweise im Ectoderm liegen, lassen den Ursprung des Mesoderms klar erkennen. Betrachtet man diese sowie die Tönnigesschen Abbildungen, so drängt sich unwillkürlich die Annahme auf, daß der ganze Auswanderungsprozeß auf eine sehr rege Teilung eines bestimmten Zellkomplexes zurückzuführen ist, eine Annahme, welche wir durch zahlreiche Kernteilungsfiguren dieser Gegend gerechtfertigt sehen, besonders deutlich in den Fig. 4 und 5, die uns schön hervortretende Spindeln von tangentialer wie radialer Richtung vor Augen führen. Die herauswuchernden Zellen schieben die bereits in der Furchungshöhle liegenden allmählich immer weiter in dieselbe hinein und bedingen dadurch eine mehr gleichmäßige Lagerung der

---

[1] C. Tönniges, Über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

Mesodermelemente in eine Schicht, die den Raum zwischen den beiden primären Blättern auszufüllen bestrebt ist. Es entsteht auf diese Weise eine ventral gelegene Mesodermmasse, welche mit Mesodermstreifen eine gewisse Ähnlichkeit hat, aber welche auf ganz andre Art und Weise entsteht und sich auch anders weiter entwickelt. Sie besteht aus einer zusammenhängenden Zellenmasse, während das Mesoderm, welches sich aus Mesodermstreifen bildet, sich aus zwei Teilen, die in der Mitte mehr oder weniger getrennt sind, zusammensetzt.

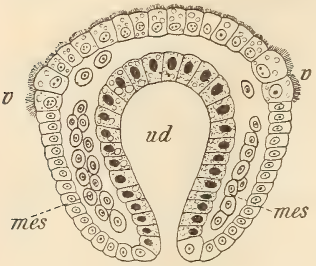
Den der Darstellung etwa zu machenden Einwand, daß die beschriebenen Bilder infolge einer schrägen Schnittrichtung entstanden seien, was übrigens schon die Klarheit jener ausschließt, ist entschieden zurückzuweisen, da die Embryonen aller Stadien, wie bereits betont wurde, genau orientiert und die Schnitte möglichst der Mitte des Embryos entnommen sind.

Es wurde an andrer Stelle erwähnt, daß der Blastoporus während der ganzen Mesodermbildung geschlossen ist. Kurz vor dem eben beschriebenen Endstadium der Zellauswanderung tritt eine Kommunikation des Urdarms mit der Außenwelt wieder ein, indem eine geringe Ectodermeinsenkung mit nachfolgender Verbindung mit dem Entoderm den After entstehen läßt, und zwar an der Stelle, an der sich der letzte Rest des Urmundes geschlossen hat (Fig. 1—3, Taf. XXII und Tönniges, l. c. Fig. 13—15, Taf. XXV). Der so frühzeitige Durchbruch des Afters beruht auf der Notwendigkeit der Nahrungszufuhr, da die Bildung des Stomadäums als tiefe ectodermale Einstülpung längere Zeit in Anspruch nimmt. Merkwürdig ist jedoch immerhin die Aufnahme von Nahrung — bekanntlich in Eiweiß bestehend — durch den definitiven After.

Weitere Veränderungen, welche die Gestalt des Embryos betreffen, sind dazu gekommen. War er vorher länglich und verhältnismäßig schmal, so ist jetzt eine Verbreiterung des Körpers eingetreten, verbunden mit einer Abflachung an beiden Polen (siehe auch Tönniges, l. c. Fig. 7—14). Der Embryo ist inzwischen auf das Stadium der *Trochophora* gelangt. In seinem Umkreis differenzierten sich zwei Reihen besonders großer Ectodermzellen, die sich mit Wimpern bedeckten. So kam der präorale Wimperkranz zustande, der das durch Vermehrung der Zellen umfangreicher werdende Scheitelfeld umgrenzt. Die Ectodermzellen der Dorsalseite der Larve sind etwas höher geworden und deuten hier schon die früheste Anlage der Schalendrüse an. Auch der Urdarm hat eine histologische

Verschiedenheit seiner Wände aufzuweisen. In den Zellen seiner ventralen Wand treten Vacuolen auf, welche die Kerne an die Zellwandungen drängen, deren Grenzen hier und da unregelmäßig erscheinen, während wir auf der ganzen Dorsaleite festgefügtes Cylinderepithel ohne jede Differenzierung vorfinden (Fig. 1—4, Taf. XXII).

Auf späteren Stadien hat sich die Mesodermmasse durch Teilungen ihrer Zellen, was sich durch zahlreiche Kernteilungsfiguren dokumentiert, vergrößert und umfaßt in ihrer Ausdehnung ventral und seitlich den Urdarm; siehe beigegebene Textfigur 1. Die Zellen liegen, dicht zusammengedrängt, am dichtesten in der ventralen Mittellinie, während die Seiten ein lockeres Gefüge aufweisen und bereits einige ihrer Zellen sich abgetrennt haben, um ihre Wanderung nach den Teilen der Furchungshöhle zu beginnen, welche bislang noch keine Mesodermelemente besaßen, wie der obere und dorsale Abschnitt der Höhlung (Textfig. 1 und Tönniges, l. c. Fig. 15 u. 18).



Textfig. 1.
Aus Korschelt und Heider nach Untersuchungen von Tönniges. *mes*, Mesoderm; *ud*, Urdarm; *v*, Velum.

Dieser Zustand der Mesodermbildung läßt sich mit den fertigen Mesodermstreifen derjenigen Gastropoden, welche Urmesodermzellen besitzen, vergleichen.

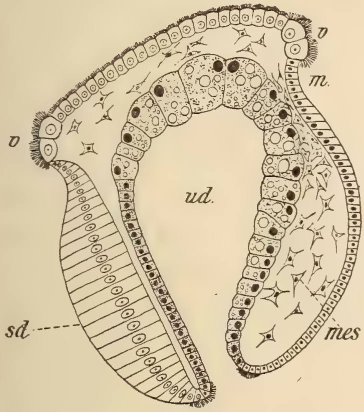
2. Die gemeinsame Organanlage.

a. Differenzierung des Mesoderms und Bildung des Pericards.

Wir kommen zum zweiten Teil. Eine kurze Mitteilung über die Pericardialverhältnisse ist schon in der mehrfach erwähnten Publikation von Tönniges enthalten.

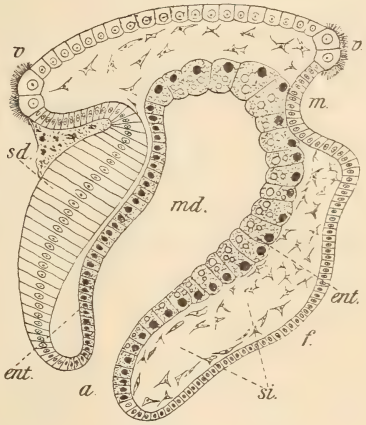
Das vorher eine einheitliche Masse darstellende Mesoderm löst sich in einzelne Zellen auf und regellos verteilte, spindelförmige Zellen erfüllen als Mesenchym die Furchungshöhle. Durch rege Teilung findet eine starke Vermehrung dieser Mesenchymzellen statt; siehe die folgenden Textfig. 2—4. Es wurde besonders Gewicht darauf gelegt, festzustellen, ob nicht doch erkennbare Reste der ursprünglich kompakten Mesodermmasse in Gestalt einiger Zellanhäufungen im Hinterende des Embryos erhalten blieben und nicht der Auflösung unterlagen. Die daraufhin angestellten Untersuchungen blieben, obgleich eine große Anzahl von Schnittserien dieser Stadien genau untersucht wurden, erfolglos.

Der Embryo hat unterdessen bereits sein Trochophorastadium durchlaufen und die typischen Molluskenlarvencharaktere, wie Fuß und Schalendrüse, zur Ausbildung gebracht. Der Fuß ist noch nicht sehr deutlich, aber doch als Vorwulstung an der Bauchfläche sichtbar, während die Schalendrüse sich als ein umfangreiches, aus hohen Ectodermzellen bestehendes Feld der Dorsalfläche des Embryos repräsentiert und als tiefe Einstülpung nahezu die Höhe ihrer Ausbildung erreicht hat (Textfig. 2 und 3). Die beträchtliche Ectodermverdickung speziell an dieser Stelle ist sehr charakteristisch und für die Bestimmung des Altersstadiums und der Orientierung der Larve gut verwendbar. Die Schalendrüse erstreckt sich über die ganze Dorsalfläche des Embryos vom Velum bis zur Afteröffnung. Die Größenzunahme der Ectodermzellen dieser Gegend beruht höchstwahrscheinlich auf der stärkeren Inanspruchnahme derselben zur Bildung der Schale, welche bereits in der Anlage als dünne Conchyolinlamelle sichtbar ist. In der vorhandenen Einsenkung der Drüse ist diese Schicht am deutlichsten und bei weitem am stärksten ausgebildet, wie namentlich Querschnitte zeigen (Fig. 6, Taf. XXII). Durch die Bildung des Fußes wird das Velum dorsalwärts verschoben. Der präorale Teil der Larve hat die frühere glockenförmige Gestalt verloren und plattet sich mehr und mehr ab. Weiterhin ist auf



Textfig. 2.

Aus Korschelt und Heider, nach Untersuchungen von Tönniges. *m*, Gegend des später entstehenden Mundes; *mes*, Mesoderm; *sd*, Schalendrüse; *ud*, Urdarm; *v*, Velum.



Textfig. 3.

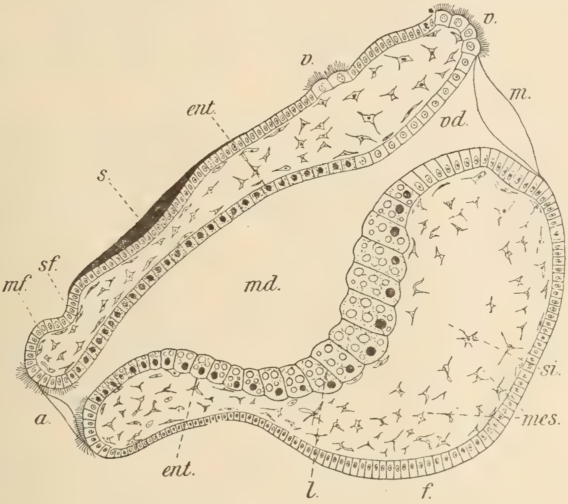
Aus Korschelt und Heider, nach Untersuchungen von Tönniges. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *sd*, Schalendrüse; *si*, Sinus; *v*, Velum.

diesem Stadium zwischen Fußanlage und Velum eine kleine Einsenkung des Ectoderms aufgetreten, die Mundeinstülpung, die sich später mit dem Urdarm verbindet und den Vorderdarm liefert. Abgesehen von der Größenzunahme ist äußerlich wenig mehr an dem Embryo zu sehen.

Bei einer gewissen Lage des Embryos kann man am Totalobjekte leicht zu der Ansicht verführt werden, die ziemlich tiefe Schalendrüseneinstülpung in das Innere des Embryos zu verlegen und sie für einen abgeschnürten Cölomsack zu halten. Die Schalendrüse stülpt die dorsale Wand des Urdarms ziemlich tief ein und liegt ihr dicht an, so daß diese Täuschung nicht ganz auszuschließen ist. Ein Längsschnitt durch einen derartigen Embryo läßt uns die Lagebeziehungen der erwähnten Organe mit großer Klarheit erkennen (Textfig. 3). Der Urdarm hat sich, den Verhältnissen entsprechend, in seiner ganzen Form der der Larve angepaßt. Seine dorsale Wand ist, wie bereits hervorgehoben, stark abgeflacht und durch weitere Ausbildung der Schalendrüse in das Darmlumen eingestülpt. Die Differenzierung der Zellen des Urdarms in zweierlei verschiedener Weise ist noch stärker zum Ausdruck gekommen. Einmal sind sie an der ganzen Dorsal- und der hinteren Partie der Ventralfläche in gewöhnlicher Weise ausgebildet, wie wir es bereits auf früheren Stadien kennen lernten. Die Ventralseite jedoch besteht größtenteils aus Zellen, die neben ihrer Größenzunahme eine noch reichlichere Vacuolisierung ihres Innern und damit ihre mit der Verdauung des aufgenommenen Eiweißes in Beziehung stehende Funktion erkennen lassen; aufgenommene Deutolecithmengen in Form kleiner Kügelchen bedingen ihr typisches Aussehen. Die Nahrung besteht vorläufig aus Eiweiß, womit der ganze Darm völlig erfüllt ist. Diese Partie des Urdarms bildet sich bekanntlich späterhin zu der sogenannten Leber aus. Die frühzeitige Anlage derselben ist bereits auf wesentlich jüngeren Stadien, als in den Textfig. 2 und 3 ersichtlich ist, bemerkbar (Fig. 1—4, Taf. XXII). Beide Textfiguren lassen sämtliche, soeben beschriebenen Verhältnisse gut erkennen. Was über das Verhalten des Mesoderms dieses Stadiums zu sagen war, ist bereits im vorhergehenden näher erläutert. Im nächsten Stadium beginnt bereits im Bereich desselben die Anlage der Organe, neben einer weitgehenden Veränderung der ganzen Gestalt des Embryos. Sie beruht auf der stärkeren Ausbildung des Fußes und dem Wachstum der hinteren Körperregion.

Dieses Längenwachstum des ganzen Embryos läßt die folgende

Abbildung erkennen, wenn man sie mit den Textfig. 2 und 3 vergleicht. Der Embryo erhält dadurch eine mehr gestreckte Gestalt; an der Ventralseite springt jedoch der ziemlich stark entwickelte Fuß vor. Der ectodermale Vorderdarm (*vd*) hat sich mit dem Mitteldarm (*md*) vereinigt und der direkt von vorn nach hinten verlaufende Darm zeigt nur an seiner ventralen Wand eine starke Ausbuchtung, die bereits erwähnte Leberanlage (*l*). Das Velum (*v*) ist durch die starke Ausbildung des Fußes ganz nach der Dorsalseite verschoben worden. Das früher sehr dicke Epithel der Schalendrüse hat, sich mit dem fortschreitenden Wachstum des Embryos ausgleichend, bedeutend an Stärke verloren und ist recht dünn geworden; das Schalenhäutchen (*s*) breitet sich über die Rückenfläche des Embryos aus. Bei *mf* sehen wir die erste Andeutung der noch zu besprechenden Mantelfalte mit dem Schalenfalz (*sf*).



Textfig. 4.

Aus Korschelt und Heider, nach Untersuchungen von Tönniges. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *l*, Leberanlage; *m*, Mund; *vd*, Vorderdarm; *md*, Mitteldarm; *mes*, Mesodermzellen; *mf*, Mantelfalte in der ersten Andeutung; *s*, Schale; *sd*, Schalendrüse; *sf*, Schalenfalz; *si*, Sinus; *v*, Velum

Der Embryo, den wir jedoch vorerst betrachten wollen, ist etwas jünger wie der, welcher in Textfig. 4 wiedergegeben ist. Die Schalendrüse steht noch auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung, in ihrer Einsenkung trifft man den von Bütschli beschriebenen »Chitinpfropf« an, und die vollständige Verschmelzung von Vorder- und Mitteldarm ist noch nicht eingetreten; siehe Textfig. 5, die jedoch schon etwas älter ist, als das jetzt zu besprechende Stadium.

Auf diesem Stadium bemerkt man die erste Differenzierung des Mesoderms, dessen Zellen bislang immer noch regellos zerstreut in ihrer typischen spindelförmigen Gestalt in der ursprünglichen Furchungshöhle lagen. Es lassen sich auf Querschnitten (Taf. XXII, Fig. 6 u. 8) im Hinterende des Embryos zu beiden Seiten des Enddarms zwei Zellanhäufungen unterscheiden, die ohne weiteres durch ihre kompaktere Gestalt zwischen den locker liegenden Mesenchymzellen erkennbar sind. Sie liegen als solide Zellhaufen dem Ectoderm dicht an, und wurden als solche bereits von Tönniges in seiner Publikation über Mesodermbildung beschrieben, ohne daß jedoch auf ihre Herkunft näher eingegangen wurde, da zu jener Zeit für diese Stadien noch die ausreichenden Untersuchungen fehlten. In Fig. 19, Taf. XXVI der genannten Arbeit haben wir die Abbildung eines solchen Stadiums vor uns.

Es würde nun die Annahme nahegelegen haben, daß diese beiden beschriebenen Zellhaufen aus einer dichteren Aneinanderlagerung der Mesenchymzellen entstanden wären. Betrachtet man jedoch diese Zellkomplexe und ihre Umgebung mit stärkeren Vergrößerungen genauer, so bemerkt man an geeigneten Schnitten, daß die in Frage stehenden Zellhäufchen in unmittelbarster Nähe des Ectoderms liegen, und unterzieht man dann dieses einer näheren Untersuchung, so sieht man deutlich, wie Ectodermzellen den Verband des Epithels verlassen und zur Bildung der bewußten Zellhaufen in die Furchungshöhle wandern. Auf Taf. XXII, Fig 6 ist ein derartiges Stadium im Querschnitt wiedergegeben. Auf der rechten Seite des Embryos ist der sich aus dem Ectoderm bildende Zellhaufen auf dem Schnitt getroffen. Das ectodermale Epithel zeigt an dieser Stelle (x) eine vollständige Auflösung seiner Begrenzung.

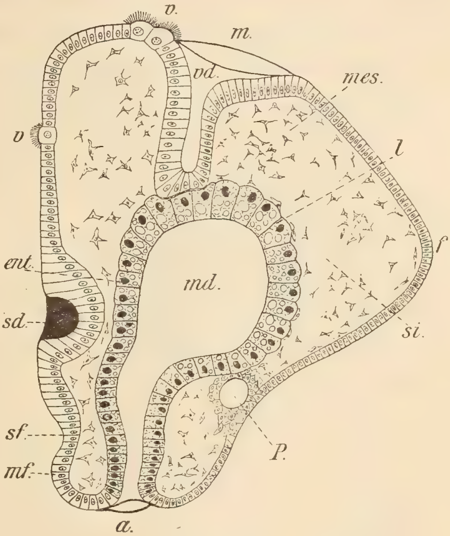
Fig. 7 stellt diese gewünschte Partie als ein Stück eines Frontalschnittes dieses Stadiums vor; man sieht hier ganz besonders schön die Auswanderung der Ectodermzellen, stark markiert durch die Richtung und Lage der auffallend hervortretenden Kerne.

Auf den Querschnitten der Fig. 8 und 9 können wir ebenfalls noch die Auswanderung konstatieren.

Nun entspricht diese ventrale Partie des Embryos zwischen Mund und After, wie wir bereits wissen, der Verschlußstelle des Blastoporus, wenn wir auch sagen müssen, daß die Wucherungszone in diesem Falle spezialisierter ist. Der Ursprung dieser beiden Zellhaufen ist der gleiche wie der für das Mesoderm bereits beschriebene, wie wir auch aus dem Vergleich der Fig. 1—4 auf Taf. XXII und der beigegebenen Textfig. 5 ersehen können. Wir haben es hier sowohl wie dort mit Sagittalschnitten zu tun, und die Lage des hier bereits in seiner Entwicklung weiter vorgeschrittenen, noch zu besprechenden Zellkomplexes entspricht der Lage der Zone der ersten, oben beschriebenen Auswanderung zur Bildung des Mesoderms.

Hier jedoch haben wir die gemeinsame Anlage der sonst »mesodermalen Organe« vor uns, die scharf umgrenzt und unabhängig von irgend einem andern Organsystem aus der äußeren Körperwand sich ableitet und durch spezielle Differenzierungen innerhalb ihres Zellkomplexes die einzelnen Organe zur Entwicklung bringt. Denn aus diesen beiden soliden Zellanhäufungen entsteht, wie die Untersuchungen späterer Stadien zeigen, das Pericard und die mit ihm in Verbindung stehenden Organe, Herz, Nieren und Geschlechtsorgane.

Die bei der ersten Auswanderung aus dem Ectoderm entstandenen und die Furchungshöhle durchsetzenden Mesenchymzellen lagern sich diesen Zellhäufchen, sie verstärkend, an.



Textfig. 5.

Nach eignen Untersuchungen; kombiniert aus einem mittleren und seitlichen Schnitt. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *l*, Leberanlage; *m*, Mund: *vd*, Vorderdarm; *md*, Mitteldarm; *mes*, Mesodermzellen; *mf*, Mantelfalte in der ersten Andeutung; *sd*, Schalendrüse; *sf*, Schalenfalz; *si*, Sinus; *v*, Velum; *P*, Pericardialbläschen.

v. ERLANGER beschreibt, wie schon oben — siehe S. 418 — betont wurde, für das gleiche Alterstadium ebenfalls diese beiden Zellanhäufungen, läßt aber gleich von vornherein ein Lumen in ihnen vorhanden sein und hält diese beiden Bläschen für die Reste des von ihm gefundenen Cölomsackes. Diese Ansicht wird neuerdings auch von M. DRUMMOND[1] geteilt, sie schreibt: »I have nothing to add to VON ERLANGER's description of the early stages of development of the pericardium ....« Wir haben durch eingehende Untersuchungen nachgewiesen, daß es überhaupt nicht zur Bildung einer sekundären Leibeshöhle in v. ERLANGERschem Sinne kommt, und daß die definitive Leibeshöhle aus der von spindelförmigen Mesodermzellen durchsetzten Furchungshöhle hervorgeht, die wir somit als Schizocöl (HUXLEY) anzusprechen haben.

---

[1] J. M. DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903. p. 99.

Betrachten wir nun das weitere Schicksal der beiden ventral gelegenen Zellkomplexe, nachdem wir ihre Entstehung aus dem Ectoderm konstatiert haben. Von ihnen ist, wie auch v. ERLANGER ganz richtig beobachtet hat, der rechts gelegene immer der größere und in der Entwicklung weiter fortgeschrittenere (Fig. 6—9, Taf. XXII).

Das nächstfolgende etwas ältere Stadium, welches ein Querschnitt (Fig. 9, Taf. XXII) wiedergibt, und das wir auch in der Textfig. 5, aber sagittal geschnitten, abgebildet sehen, läßt die Hohlräume, die durch Auseinanderweichen der Zellen in den beiden ursprünglich soliden Zellhaufen entstanden sind, gut erkennen. Obgleich noch keine deutlichen Epithelschichten an diesen beiden Pericardialbläschen (p und p_1) ausgebildet sind, so sind doch ihre Hohlräume genügend begrenzt, da sich innerhalb derselben keine Mesenchymzellen finden, wodurch die beiden Höhlungen als solche scharf hervortreten.

Diese Verhältnisse erinnern lebhaft an die, wie sie von ZIEGLER[1] und MEISENHEIMER[2] bei der Entwicklung der Lamellibranchiaten beschrieben sind. Bei *Cyclas* bilden sich auf dem Trochophorastadium zu beiden Seiten des Darmes zwei solide Zellhaufen, in denen sich nachträglich Hohlräume ausbilden, und die als einheitliche Primitivanlage von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen anzusehen sind.

Die beiden Bläschen von *Paludina* verhalten sich genau ebenso. Sie vergrößern sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung, wobei der rechte Zellkomplex ständig der größere bleibt (Fig. 8—13, Taf. XXII). Die Wand des linken Sackes scheint in vielen Fällen etwas dicker und kompakter zu sein, als wie es auf der Zeichnung zum Ausdruck gekommen ist. An Totalpräparaten ist dieses Verhalten deutlicher zu erkennen.

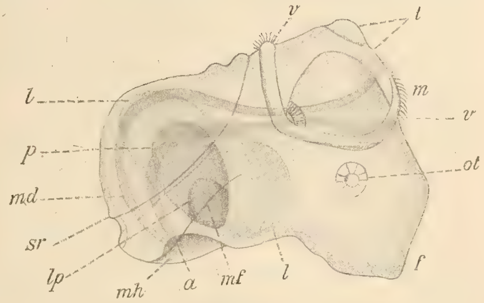
Der ganze Embryo hat sich inzwischen, was seine äußere Gestalt anbetrifft, bedeutend verändert. Er ist äußerlich noch ziemlich symmetrisch gebaut, die inneren Organe bedingen jedoch eine starke Asymmetrie, denn nicht nur sind die beiden Pericardialbläschen, wie bereits hervorgehoben, von ungleicher Größe, sondern auch die vom Darm bereits etwas gesonderte Leberdrüse läßt diese innere Asymmetrie deutlich erkennen.

---

[1] E. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

[2] J. MEISENHEIMER, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* usw. Ibid. Bd. LXIX. 1901.

Zum Verständnis der auf den Tafeln wiedergegebenen Schnitte haben wir einige der v. Erlangerschen Abbildungen der Totalembryonen, die sehr gut die Stufenfolge der Organbildung erkennen lassen, als Textfiguren dieser Abhandlung beigefügt.



Textfig. 6.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus Korschelt und Heider, nach v. Erlanger). *a*, After; *f*, Fuß; *l*, Leber; *lp*, linkes Pericardium; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mf*, Mantelfalte; *mh*, Mantelhöhle; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *sr*, Schalenrand; *t*, Tentakel; *v*, Velum.

Der Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos, welcher in Fig. 12, Taf. XXII dargestellt ist, ist einem Alterstadium entnommen, welches ungefähr dem der Textfig. 6 gleicht. Der Fuß hat an Größe bedeutend zugenommen und hebt sich als verhältnismäßig starke Wulstung der vorderen Ventralfläche vom Körper des Embryos ab. Es treten an seiner Basis zwei ectodermale Einstülpungen auf, die beiden Otolithenblasen (*ot*). Am Vorderende dicht über dem Fuße liegt die weite, vom Velum (*v*) begrenzte Mundöffnung (*m*). Das Velarfeld ist ganz dorsal gerückt, besitzt im Verhältnis zum ganzen Körper nicht mehr die frühere Größe und läßt auf seiner Fläche zwei zapfenförmige Wulstungen erkennen. Sie bilden die Anlage der Fühler (*t*). Der After (*a*) liegt nahezu noch in der Medianebene des Embryos, ist jedoch vom Hinterende durch das starke Wachstum der hinteren dorsalen Körperpartie nach vorn verschoben. Diese Rückenfläche wächst durch bruchsackartige Hervorstülpung, welche durch das Wachstum der inneren Organe, speziell durch die Größenzunahme des Pericards (*p*) und des Lebersackes (*l*) hervorgerufen wird. Wie in dem Lehrbuche von Korschelt und Heider hervorgehoben ist, findet demnach keine eigentliche Verschiebung des Afters statt, da der Abstand von der Mundöffnung ungefähr derselbe bleibt, und die Formveränderung lediglich auf Rechnung des sich stetig vergrößernden Eingeweidesackes zu setzen ist. Was schließlich die Schalendrüse anbetrifft, so ist das Epithel derselben sehr flach geworden. Die vorher so überaus starke Einsenkung ist verloren gegangen und ein feines Schalenhäutchen auf der ganzen Fläche der Drüse ausgeschieden. An der ganzen Peripherie des Schalenhäutchens wölbt sich das Epithel des Ectoderms etwas empor, wodurch eine Verdickung entsteht, die wohl mit der weiteren Ausscheidung von Schalensubstanz in Zusammenhang zu setzen ist. Ein zweiter, dem ersteren parallel laufender Wulst stellt die Anlage der Mantelfalte (*mf*) dar, während zwischen beiden Ectodermverdickungen die als Schalenfalz (*sf*) bezeichnete Vertiefung liegt. Sämtliche Verhältnisse sind nicht nur am Totalobjekt (siehe Textfig. 6), sondern auch auf Quer- und sagittalen Längsschnitten deutlich erkennbar. Zu beiden Seiten des Afters (*a*) haben sich zwei kleine Gruben gebildet, von denen die rechte die größere ist; wir haben hier die paarige Anlage der Mantelhöhle (*mh*) vor uns, die wir auch auf Querschnitten, siehe z. B. Fig. 11, Taf. XXII, konstatieren können. (Vergleiche auch DRUMMONDS Fig. 11, Pl. 8 und *C*, Pl. 9), während sie nach v. ERLANGER unpaar ist.

Wichtiger sind für uns die inneren Verhältnisse, deren Erkenntnis uns sowohl am Totalobjekt wie auf Schnitten zugänglich ist. Die ectodermale Schlundeinstülpung hat sich mit dem entodermalen Abschnitt des Darmes verbunden, und eine Kommunikation ist zwischen beiden eingetreten. Ebenfalls ist aus der Abbildung ersichtlich, daß der Leberblindsack (*l*) eine bedeutende Größe erreicht hat. Wir haben uns speziell von der v. ERLANGERschen Angabe überzeugt, daß der ganze Darm, mit Ausnahme des ectodermalen Vorderdarmes, entodermalen Ursprungs ist. Es ist dieses Verhalten aus dem Grunde erwähnenswerter, weil neuerdings von MEISENHEIMER[1] bei *Limax maximus* festgestellt worden ist, daß bei dieser Form der Enddarm und auch der gesamte Mitteldarm bis zur Einmündung in den Magen ectodermalen Ursprungs ist. Im allgemeinen finden wir die Angaben in der Litteratur vertreten, daß bei den Mollusken der definitive Darm sich aus dem Urdarm der Larve entwickelt und nur der Vorderdarm dem Ectoderm seine Entstehung verdankt. Eine geringe Ectodermeinsenkung am After, welche auch bei *Paludina* auftritt, kann nicht als Proctodäum aufgefaßt werden.

Wir kehren zur Betrachtung der beiden Pericardialsäcke zurück. Die Wände der Bläschen werden mit der Größenzunahme derselben stark verdünnt, so daß ihr Epithel plattenförmig wird. Trotzdem bleibt ihre Abgrenzung gegen die Leibeshöhle eine vollkommene.

---

[1] J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

Die Größenunterschiede der beiden Pericardialbläschen sind auf den Fig. 10—13, Taf. XXII und Fig. 14—16, Taf. XXIII ohne weiteres sichtbar. Infolge genügender Anzahl durch dieses Stadium angefertigter Schnittserien war es möglich, instruktivere Abbildungen dieser nicht unwichtigen Verhältnisse zu geben, als es v. ERLANGER vermochte.

Wir gehen nun zur Beschreibung von Fig. 12, Taf. XXII über, welche uns ein wichtiges Stadium in der Weiterentwicklung der Pericardialbläschen (*p* und p_1) vorführt. Beide Bläschen sind allmählich ganz nahe aneinander gerückt (Fig. 9—12, Taf. XXII) und ihre sich berührenden Wände sind median miteinander verschmolzen und haben, um die v. ERLANGERsche Bezeichnung zu gebrauchen, ein Septum gebildet, dessen Wand (*sept*) jedoch immer noch die Zusammensetzung aus zwei Zellenschichten erkennen läßt (Fig. 13, Taf. XXII). Die Wand des rechten Sackes (*p*) hat sich der des Darmes dicht angelagert, und der oberste Zipfel desselben läßt die Tendenz erkennen, um den Darm herum zu wuchern.

b. Nierenanlage.

Auf diesem Querschnitt (Fig. 12 und 13, Taf. XXII) tritt uns noch ein zweites interessantes Verhalten der beiden Pericardialsäcke entgegen. Betrachten wir die beiden Wände der Bläschen etwas genauer, so fallen uns an den der ventralen Ectodermwand anliegenden Seiten derselben zwei Verdickungen auf (*n* und n_1). Die des rechten Sackes ist schärfer ausgeprägt und deutlicher als die des linken, jedoch läßt sich auch letztere Verdickung durch das Studium einer Anzahl gleicher Stadien als solche nachweisen. Das übrige Epithel ist von gleichmäßiger Beschaffenheit und besteht aus einer Lage plattenförmiger Zellen. Diese beiden Verdickungen sind, wie wir gleich an dieser Stelle erwähnen möchten, und wie die Untersuchung späterer Stadien beweist, die Anlagen der Nieren, von denen jedoch nur die rechte zur definitiven Ausbildung als solche gelangt, während die rudimentäre linke im Verlauf der Entwicklung einer andern Bestimmung entgegengeht. Die beiden Mantelhöhleneindrücke vertiefen sich weiterhin, wachsen den Nierenanlagen entgegen (Fig. 12 und 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII) und treten schließlich, vorerst noch mit ihren soliden Enden, mit der Niere jeder entsprechenden Seite in Verbindung, ein Verhältnis, welches für den Verlauf der Entwicklung bis zur definitiven offenen Verbindung auf lange Zeit gewahrt bleibt. Die hierauf bezüglichen Abbildungen

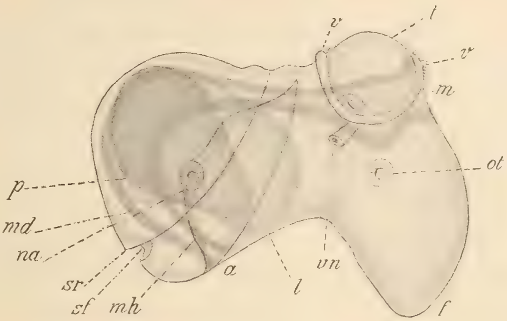
(Fig. 14 und 16, Taf. XXIII) lassen diese Verhältnisse deutlich erkennen. Die Verdickungen des Pericardialepithels (*n* und n_1) sind am deutlichsten in Fig. 16 sichtbar. Auf diesem Querschnitt, auf dem die Trennung der beiden Bläschen durch das betreffende Septum (*sept*) noch sehr gut ausgeprägt ist, sind beide Nierenanlagen (*n* und n_1) deutlich getroffen. Rechts ist die bleibende Niere (*n*) am stärksten entwickelt, wie auch der Eindruck der Mantelhöhle, welcher sich mehr spezialisiert und zum zukünftigen Nierenausführgang (*rmh*) wird, eine höhere Ausbildung als wie die gleiche Anlage der linken Seite zeigt (n_1 und *lmh*). Das rudimentäre linke Horn der Mantelhöhle ist in den beiden Fig. 14 und 15, Taf. XXIII dargestellt worden. Seine früheste Anlage ist in Fig. 12 angedeutet, jedoch so schwach, daß sie kaum erkennbar ist.

Die Anlage zweier Nieren, wie sie im ausgebildeten und funktionierenden Zustand die Urform der Gastropoden höchstwahrscheinlich besessen hat, weist darauf hin, daß wir in der Organogenese von *Paludina* noch recht ursprüngliche Entwicklungsvorgänge antreffen. Damit stimmt der jedenfalls auch sehr ursprüngliche Bildungsmodus des Pericards in Gestalt zweier Säckchen und der der Mesodermbildung sehr gut überein.

Die weiteren Umbildungen der beiden Pericardialbläschen führen zur Anlage eines einheitlichen Pericards und des Herzens. Die Grenze (*sept*), welche die beiden Bläschen (*p* und p_1) voneinander trennt (Fig. 14—17, Taf. XXIII), bleibt im Verlauf der Entwicklung nicht erhalten, sondern beginnt sich von vorn nach hinten aufzulösen. Das Septum nimmt in seinen mittleren Partien an Stärke ab, reißt schließlich durch (Fig. 14—16, Taf. XXIII) und ist auf späteren Stadien nur noch als kleine Zellzapfen, welche in die Pericardialhöhle hineinragen, zu erkennen (Fig. 16 und 17, Taf. XXIII). Endlich werden auch diese von dem Pericardialepithel aufgenommen und es erinnert nichts mehr an ihr früheres Vorhandensein. Die Rückbildung des Septums erscheint schon deshalb nicht auffällig, weil *Paludina*, zu den Monotocardiern gehörend, nur einen Vorhof besitzt und bei ihr nur eine Niere zur Ausbildung gelangt.

Im Verlauf unsrer Darstellung der Entwicklung des Pericards und seiner Derivate hat sich auch die äußere Körperform der Embryonen dieses Alterstadiums verändert, welche wir mit ein paar Worten charakterisieren müssen.

Die Umbildungen beruhen, wie ein Blick auf die Textfig. 7 zeigt, auf dem Wachstum des Fußes, dessen Zunahme zuerst ins Auge fällt. Eine geringe Krümmung nach der ventralen Seite zu deutet seine künftige Lage an. Auf dieser Ausbildungsstufe erinnert der embryonale Gastropodenfuß lebhaft an den mancher Lamellibranchiaten. Die Otocyste (*ot*) hat sich noch weiterhin eingestülpt, ist aber vorläufig noch nicht abgeschnürt. Das Velum (*v*) ist im Verhältnis zur Ausbildung des ganzen Tieres noch weiter im Wachstum zurückgeblieben. Die Augeneinstülpung hat mit der der Otocyste ungefähr gleichen Schritt gehalten. Die weite Mundöffnung (*m*) hat sich etwas verkleinert, ist jedoch immer noch von beträchtlicher Größe. Die wichtigsten Veränderungen beziehen sich, wie bereits bei dem vorhergehenden Stadium, auf das Hinterende des Embryos.



Textfig. 7.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus Korschelt und Heider, nach v. Erlanger) *a*, After; *f*, Fuß; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mh*, Mantelhöhle; *na*, Nierenausführungsgang; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *sf*, Schalenfalz; *sr*, Schalenrand; *t*, Tentakel; *un*, Urniere; *v*, Velum.

Auf der linken Seite tritt eine Ausbuchtung auf, in der Leber und Magen liegen. Der mit Fett und Deutolecithtropfen völlig erfüllte Leberschlauch hat beträchtlich an Größe zugenommen und ist der linken und ventralen Körperwand angepreßt. Das Pericard erweitert sich ebenfalls bedeutend, so daß die dorsale Partie der Larve sich stärker hervorwölbt; der große unpaare Pericardialsack nimmt einen ganz bedeutenden Teil des Visceralhöckers ein. Dieses Wachstum betrifft den rechten Abschnitt des Herzbeutels, während der linke klein bleibt und in die enge Region zwischen Leber und linkem Mantelhöhlenhorn eingezwängt liegt. Die Mantelhöhle ist auf die rechte Seite des Tieres gerückt, auch der After verläßt seine mediane Lage und wird nach rechts verschoben. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Mantels geht natürlich eine merkliche Erweiterung der Mantelhöhle Hand in Hand. Die beiden ursprünglichen Eindrücke der Mantelhöhle sind unter dem Rectum vereinigt und bilden zwei Hörner derselben, deren jedes an die Niere der betreffenden Seite herantritt; der rechte, mehr dorsal liegende Teil der Mantelhöhle ist tiefer und umfangreicher als der linke. Der Anus liegt vor der Vereinigung der beiden Hörner und in die Mantelhöhle einbegriffen. Die Schale hat mit der Vergrößerung der Fläche, welche sie bedeckt, gleichen Schritt gehalten und ist ebenfalls beträchtlich größer geworden, sie ist von ihrer anfänglich flachen in eine mehr gewölbte Form übergegangen. Ein weiteres Gebilde, welches auch bereits in früheren Stadien auf Schnitten nachweisbar war, ist die im Vorderende des Embryos, dicht unter dem Velum (*v*) liegende Urniere (*un*).

c. Herzanlage.

In Fig. 17, Taf. XXIII haben wir einen Querschnitt durch einen Embryo dieser Alterstufe vor uns. Wie bereits erwähnt, ist das Septum des Pericards jetzt aufgelöst und der unpaare Herzbeutel hat eine ansehnliche Ausdehnung angenommen. Aus einem Vergleiche mit den übrigen Querschnittbildern, in denen das Septum noch erhalten und dadurch die Grenze zwischen linkem und rechtem Abschnitt des Pericards angegeben ist, wird man ohne weiteres erkennen, daß namentlich der rechte Abschnitt bedeutend an Größe zugenommen hat, während der linke annähernd in seinem Wachstum stehen geblieben ist.

Die rechte Niere, welche wir bisher als Wucherung kennen gelernt haben, hat ein weiteres Stadium ihrer Entwicklung erreicht und tritt uns jetzt als eine Ausstülpung der Pericardialwand entgegen; sie bildet ein schön begrenztes Säckchen, dessen dicke Wandung aus hohen Zylinderzellen gebildet wird.

Rechts und etwas dorsal von der Niere macht sich eine Verdickung der Pericardialwand bemerkbar, ein kleiner Wulst, der die jüngste Anlage des Herzens darstellt. Es wiederholt sich hier bei der Anlage des Herzens derselbe Prozeß, wie wir ihn eben bei dem Bildungsgang der rechten Niere kennen gelernt haben: die erste Anlage solid, als eine Verdickung der Herzbeutelwand, und darauffolgendes Hohlwerden der Anlage durch Aus- bzw. Einstülpung, welch letzterer Modus bei der Herzanlage stattfindet und den wir späterhin näher besprechen werden. v. Erlanger bezeichnet erst die auf der Textfig. 8, S. 442 erfolgte Einstülpung als die erste Anlage des Herzens, er hebt besonders hervor, daß letztere keine einfache Verdickung der Herzbeutelwand, sondern eine Einstülpung derselben sei. Doch finde ich eine Bestätigung der von mir beschriebenen soliden Herzanlage in M. Drummonds[1] Fig. 1, Taf. VII, dem Querschnitte eines nur wenig älteren Embryos, wie der der vorstehenden Textfig. 7.

---

[1] J. M. Drummond, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903.

Wir werden sehen, daß überhaupt für die sämtlichen sog. »mesodermalen Organe«, Pericard und seine Derivate, die solide Wucherung als der primäre Bildungsmodus angesehen werden muß, da auch linke Niere und Gonade denselben Bildungsgang durchmachen.

Die linke Niere, welche nicht auf diesem Schnitte enthalten ist, treffen wir auf einem der folgenden an. Fig. 50, Taf. XXVI ist ein solcher derselben Querschnittserie, stärker vergrößert, jedoch nur zur Hälfte gezeichnet. Die linke Niere hat noch nicht den vorgeschritteneren Entwicklungsgrad erreicht, den wir soeben bei der rechten betrachtet haben. Sie bildet noch eine solide Wucherung des Pericards, wie auf dem oben besprochenen Stadium, wenn wir auch zugeben müssen, daß sie etwas an Ausdehnung zugenommen hat. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß die linke Niere auf dem vorliegenden Schnitte nicht auf der Kuppe ihrer Wucherung getroffen, sondern nur in ihren hinteren Partien angeschnitten ist, zwecks Klarstellung des Verhältnisses einer andern Zellengruppe, auf die ich jetzt zu sprechen komme.

d. Gonadenanlage.

Links und dorsal der linken Niere, und dicht neben ihr, bemerken wir an dem linken Pericardzipfel, welcher der Leber angelagert ist, eine weitere Zellwucherung im Entstehen begriffen: die erste Anlage der Gonade. Sie geht, an ihren Rändern überall kontinuierlich niedriger werdend, in das einschichtige Plattenepithel des Pericards und anderseits mit kaum bemerkbarer Grenze in das der linken Niere über. Diese früheste Gonadenanlage erscheint noch auf diesen jungen Entwicklungsstadien als wenig in die Augen fallender Zellkomplex, wird aber bald mächtiger und endlich ein recht ansehnlicher Zellstrang, der sich ohne weiteres als die Anlage der Genitaldrüse dokumentiert. Doch erscheint hier bei der Anlage der Gonade die Zellwucherung nicht so typisch und als solche markiert, wie z. B. bei der Anlage der Nieren, sondern sie kommt in diesem Falle zumeist mehr einer Zellauswanderung gleich, indem mehrere Zellen aufgelockert erscheinen und sich längs des Leberrandes fortschieben (Fig. 50, 51, 56, 57 u. 58, Taf. XXVI), der letztere Embryo ist bereits älter, er bildet einen Übergang zwischen dem Stadium der Textfig. 8 u. 9, S. 442 u. 445, die Gonade ist umfangreicher als auf dem gegebenen Schnitte zu sehen ist, sie nimmt teil an der gerade beginnenden Ausstülpung des Eingeweidesackes durch die Leber, weist aber noch ein lockeres Gefüge auf. Die übrigen Schnitte stammen von Embryonen der Textfig. 7 u. 8.

Während wir bisher die Anlage der Gonade auf Querschnittbildern studierten, betrachten wir in den Fig. 52—55, Taf. XXVI dieselbe im Sagittalschnitt. Das Alter entspricht ungefähr demjenigen der oben besprochenen quergeschnittenen Embryonen; Fig. 52 u. 53, wie 54 u. 55 sind je ein und derselben Serie entnommen. In Fig. 52 sehen wir die linke Niere, auf ihrem Höhepunkt geschnitten, bereits das beginnende Auftreten eines Lumens andeutend und in Verbindung getreten mit dem soliden Ende des ihr entgegenwachsenden linken Hornes der Mantelhöhle. Dicht neben ihr dorsalwärts, entsprechend den Querschnittbildern, sehen wir die junge Gonadenanlage. Außerdem gibt dieser Schnitt ein gutes Bild der Mantelfalte (*mf*) und der hier eingefalzten Schale (*s*); wir bezeichnen daher diese Stelle des Mantelwulstes mit v. Erlanger als Schalenfalz (*sf*), wie bereits oben an Totalbildern auseinandergesetzt wurde. Das sonst sehr dünne Ectoderm der Körperwand erscheint hier plötzlich verdickt und geht allmählich in das Epithel der Mantelhöhle über, welches ebenfalls aus einem hohen Cylinderepithel besteht. Der Schalenfalz bezeichnet diejenige Zone der Mantelfalte, welche die Schale absondert und somit die Tätigkeit der Schalendrüse übernommen hat, was auch durch die hier liegenden hellen, scharf konturierten Zellkerne angedeutet wird. Fig. 53 derselben Tafel, ein weiterer Schnitt dieser Serie zeigt nochmals die Gonadenanlage mit ihren deutlich herauswuchernden Zellkernen.

Das wenig Auffällige des Auftretens dieser jüngsten Gonadenanlage erklärt zur Genüge, daß die Anlage der Gonade bei *Paludina* von den seitherigen Autoren übersehen wurde. Die v. Erlangerschen Befunde kann ich an dieser Stelle außer acht lassen, da seine Untersuchungen von meinen Befunden gänzlich abweichen; an geeigneter Stelle wird darauf näher eingegangen werden.

Nicht so die neuere Arbeit von J. M. Drummond[1], mit deren Ergebnissen an gewissen Alterstadien in den Hauptpunkten die meinigen übereinstimmen. Verfasserin stellt die »im Entstehen begriffene Anlage der Gonade« auf einem bedeutend älteren Stadium fest (siehe Textfig. 9, S. 445 und Fig. 35, Taf. XXIV)[1]. Jedenfalls sind die hier in Frage kommenden jüngeren Embryonen von J. DRUMMOND nicht eingehend genug untersucht worden, und Verfasserin scheint ihr Hauptaugenmerk mehr auf die älteren Stadien gerichtet zu haben, zumal J. DRUMMOND, wie bereits im Anfang dieser Abhandlung hervorgehoben wurde, neben der Entwicklung der Geschlechtsorgane in erster Linie die Torsion während der Entwicklung von *Paludina* und die verschiedenen, bestehenden Theorien der Gastropoden-Asymmetrie mit anerkennungswerter Genauigkeit behandelt. Wir werden im folgenden noch öfters Gelegenheit haben, auf genannte Arbeit einzugehen.

---

[1] J. M. Drummond, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903.

Mir selbst war die Möglichkeit des Nachweises der so äußerst frühen Anlage der Gonade bei *Paludina* nur dadurch gegeben, daß ich die Entwicklung der Geschlechtsorgane, von den ältesten Stadien rückwärts gehend, untersuchte und durch lückenlose Stadien von älteren Embryonen die Gonade bis zu den jüngsten hindurch verfolgte; ein Studium, welches zwar viel Zeit und Mühe erforderte, aber zugleich auch eine Täuschung ausschloß.

Betrachten wir die verschiedenen Organanlagen eines Embryos dieser Entwicklungstufe bezüglich ihrer topographischen Verhältnisse, so finden wir, daß die Herzanlage am meisten nach hinten liegt, es folgt dann, nach vorn gehend, zunächst die rechte Niere, darauf die Gonade und endlich die linke Niere, welche somit die vorderste Lage einnimmt. Durch die nun folgende Verlagerung des Herzbeutels erfährt zwar diese Reihenfolge insofern eine geringe Änderung, als nun der Gonadenursprung vor den der rudimentären Niere zu liegen kommt, doch bleibt im übrigen die Lagebeziehung zwischen Niere einerseits und rudimentärer Niere und Gonade anderseits bestehen. Wir bekommen deshalb nie auf einem Schnitt z. B. Gonade und zugleich linke Niere trotz der engen Nachbarschaft dieser Organe, beide in ihrer größten Ausdehnung durchschnitten vor Augen, woraus die Notwendigkeit erwächst, mehrere Schnitte einer Serie abzubilden, wenn man nicht auf einem schon viel älteren Stadium die nur angeschnittene Gonade als die Anlage derselben betrachten will. Wir werden bei Betrachtung dieser Entwicklungsvorgänge sehen, daß gerade die Lagebeziehung zwischen Gonade und linker Niere von nicht geringer Wichtigkeit ist.

Um Irrtümer gerade hinsichtlich der Verhältnisse zwischen

---

[1] Vgl. auch J. M. DRUMMOND, l. c. Pl. VIII, Fig. 15.

Gonade und linker Niere auszuschließen und um durch eine körperliche Darstellung meine Befunde zu kontrollieren und völlig klar zu stellen, erschien es unumgänglich notwendig, einige Rekonstruktionen vorzunehmen. Die Abbildung eines solchen Modells haben wir in den Fig. 64–67, Taf. XXVII vor uns; es stellt das aus einer Querschnittserie rekonstruierte Hinterende eines Embryos dieses Alters (Textfig. 7) dar, und gibt im ganzen dasselbe Bild wieder, welches v. Erlanger in Fig. 9, Taf. XXI[1], als Rekonstruktion gedacht, liefert. Ich sage im ganzen, denn von Einzelheiten ist hier abzusehen; so fehlt freilich die Gonade in der v. Erlangerschen Figur und »der schon erfolgte Durchbruch des rechten Zipfels der Mantelhöhle in die rechte Niere« ist in Wirklichkeit auf diesem Stadium noch nicht eingetreten.

Die erste Ansicht dieses Modells (Fig. 64) entspricht derjenigen, welche man bekommen würde, wenn man den betreffenden Embryo mittels eines durch die vorderste Stelle der Mantelhöhlenanlage geführten Querschnittes in zwei Teile zerlegen und auf die Schnittfläche des hinteren Teiles sehen würde (siehe auch die v. Erlangersche Figur). Das Modell ist hier der geeigneteren Beleuchtung wegen mit der ventralen Fläche nach oben orientiert worden. Es zeigt die bereits auf S. 435 beschriebenen Verhältnisse. Der Anus liegt in der Mantelhöhle vor der Vereinigung der beiden Hörner derselben und hier noch ziemlich median. Das rechte, mehr dorsal gelegene Horn der Mantelhöhle ist weit umfangreicher und tiefer als das linke, und beide enden solid.

Die andern Ansichten (Fig. 65—67) bestätigen ebenfalls das bereits oben an Schnitten Erläuterte, wie ja auch die beiden Querschnitte Fig. 17 u. 50, Taf. XXIII u. XXVI dieser zum Aufbau des Modells verwendeten Serie entnommen sind. Besonders deutlich sieht man hier die bedeutende Ausdehnung des rechten Pericardteiles in ihrem vollen Umfange im Gegensatz zu dem kleinen, anscheinend im Wachstum stehen gebliebenen linken Abschnitte des Pericards, namentlich wenn man darauf achtet, daß sich jener auch noch bedeutend im Gegensatz zu diesem nach vorn und hinten erstreckt. Weiterhin sei verwiesen auf die Lage und Größe von Herz-, rechter und linker Nieren-, sowie auf die Gonadenanlage, desgleichen auch auf das Herantreten der Hörner der Mantelhöhle zu jeder Niere samt ihrer soliden Verbindung mit diesen. In Fig. 67 sehen wir speziell die Anlage des »Urogenitalsystems« vor uns.

---

[1] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.

Wir verlassen auf diesem Stadium die Nieren und die Gonade, und beschränken uns zunächst auf das Studium des weiteren Schicksals der Herzanlage sowie der Ausbildung des Herzens und der Gefäße, und lassen diesen Teil (Tönniges) den nun folgenden II. Abschnitt dieser Abhandlung, die Ausbildung der Organe, einleiten, um dann den weiteren Bildungsgang der Nieren und Geschlechtsorgane (Otto) darauffolgend getrennt zu behandeln.

II. Die Ausbildung der Organe.

1. Die Entwicklung des Herzens und seiner Gefäße.

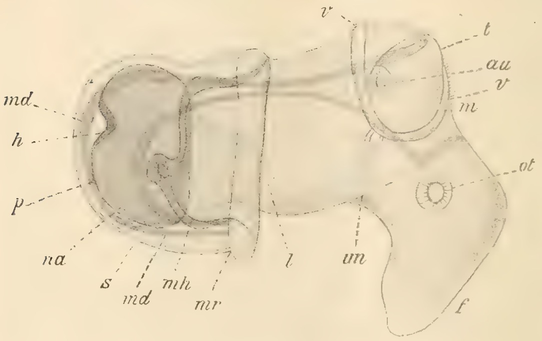
a. Das Herz.

Das Pericard, welches wir als eine paarige Bildung des Ectoderms kennen gelernt haben, bildet das Septum (*sept*), welches die beiden Bläschen (*p* und *p'*) voneinander trennt, zurück, so daß es schließlich zur Anlage eines einheitlichen Pericards kommt (Fig. 14—17, Taf. XXIII). Es erfolgt ein starkes Wachstum speziell des rechten Abschnittes des Herzbeutels (Fig. 13 *p*, Taf. XXII). Bevor jedoch diese Prozesse und die Auflösung des Septums stattfanden, erlitten die beiden Pericardialbläschen an ihrer ventralen Wand jene Verdickungen des im übrigen plattenförmigen Epithels (Fig. 13 *n* und *n'*), die zur Anlage der beiden Nieren führten. Wir haben besonders hervorgehoben, daß die jüngsten Nierenanlagen als solide Wucherungen der Pericardialwand und nicht als Ausstülpungen auftraten, wie v. Erlanger angenommen hatte.

Auf ähnliche Weise erfolgt die Anlage des Herzens. Wie aus dem Querschnitt der Fig. 17, Taf. XXIII ersichtlich ist, ist das Septum vollständig aufgelöst und der nun einheitliche Pericardialsack (*p* und *p'*) hat seine größte Ausdehnung erlangt. Die rechte Niere (*n*), welche zur bleibenden Niere wird, hat ein weiteres Stadium in ihrer Entwicklung erreicht, indem sie sich aus ihrer soliden Wucherung zu einer Ausstülpung, deren Wand aus hohen Zylinderzellen besteht, umgewandelt hat.

Die jüngste Anlage des Herzschlauches (*h*) ist auf diesem Stadium zu bemerken. Sie entsteht wie die Nieren als eine Verdickung der Herzbeutelwand rechts und etwas dorsal von der bleibenden Niere (Fig. 17, Taf. XXIII). Aus dieser kompakten Zellwucherung entwickelt sich im weiteren Verlauf das Herz. Wie die Niere durch Ausstülpung aus der Pericardialwand ihre weitere Ausbildung nahm, so entsteht entgegengesetzt der Herzschlauch durch Einstülpung der ursprünglich soliden Wucherung (Fig. 41, Taf. XXV).

Während der folgenden Stadien bringt der Embryo seine Molluskencharaktere immer mehr zur Ausbildung. Die Größenzunahme des Fußes fällt besonders ins Auge. Der hintere Teil des Embryos wird durch die starke Entwicklung der Leber bruchsackartig nach außen gedrängt, wodurch der After eine Verschiebung nach vorn erleidet. Die Schale hat mit der Vergrößerung der Fläche, welche sie bedeckt, gleichen Schritt gehalten und ist ebenfalls beträchtlich größer geworden.



Textfig. 8.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus Korschelt und Heider nach v. Erlanger). *au*, Auge; *f*, Fuß; *h*, Herz; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *na*, Nierenausführungsgang; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *s*, Schale; *t*, Tentakel; *un*, Urniere; *v*, Velum.

Die Niere ist auf diesem Stadium bereits als kleine Ausbuchtung des Pericardiums deutlich zu erkennen, und der ectodermale Ausführungsgang nahezu mit ihr in Verbindung getreten.

Wir betrachten jetzt die weitere Ausbildung des Herzens. Die dorsale Wand des Pericardialsackes läßt eine deutliche, rinnenförmige Einfaltung sowohl am Totalpräparat, wie auf Schnitten erkennen. Dieses Stadium, auf dem die Herzanlage bereits in Form einer Einstülpung der Pericardialwand sichtbar ist, ist in seiner äußeren Form so charakteristisch, daß man es ohne Schwierigkeit auffinden kann.

Der Längsschnitt, welcher in Fig. 41, Taf. XXV zur Abbildung genommen ist, entstammt einer Schnittserie durch einen Embryo, der sich ungefähr im gleichen Altersstadium wie der der Textfig. 8 befindet. Auf dem Schnitt ist jedoch der Fuß nicht ganz in der Mitte getroffen, sondern etwas seitlich, so daß seine charakteristische Knickung, wie es die Textfigur deutlich zeigt, auf dem Schnitt nicht zum Ausdruck gekommen ist. Diese stets in die Augen fallende Knickung des Fußes wird dadurch hervorgerufen, daß der Fuß (*f* stark wächst und an seiner nach vorn gerichteten Fläche die Kriechsohle auszubilden beginnt.

Im allgemeinen hat sich der ganze Körper des Embryos in die Länge gestreckt. Das Velarfeld (*v*) weist eine weitere Rückbildung auf, und die Tentakel (*t*) beginnen in Form kleiner Höcker sich von ihm abzusetzen. Die wichtigsten Veränderungen hat das Hinterende erlitten, indem sein Mantelrand (*mr*) weit nach vorn verschoben ist. Er liegt nahezu in der Mitte des Embryos. Die Schale hat sich demgemäß gleichfalls stark vergrößert und bedeckt das scharf von der vorderen Körperhälfte abgesetzte Hinterende.

Was die inneren Organe anbetrifft, so ist der größte Teil des Hinterendes durch das Pericard ausgefüllt (Fig. 41 *P*). Die anfangs paarige Mantelhöhle hat sich durch Vorwachsen des Mantelrandes vertieft und hat eine einheitliche Form angenommen. Ihre größte Ausdehnung besitzt sie an der rechten Seite des Embryos, wo der Enddarm und die Ausführungsgänge der Niere und der Genitalorgane ausmünden. In etwas älteren Stadien breitet sie sich auch über die dorsale und linke Seite aus. Die Rückenpartie des Embryos nimmt bedeutend schneller an Größe zu als seine übrigen Körperregionen, wodurch es zur bruchsackartigen Hervorwölbung des Hinterendes und damit zur Verlagerung des Afters nach der ventralen Seite kommt. Die dorsale Wand des Pericards besteht aus einer einfachen Zellschicht, der nur vereinzelt andre Zellen anliegen, während die ventrale Seite etwas stärker ist und oftmals mehrere Zellschichten übereinander gelagert erkennen läßt (Fig. 42, Taf. XXV). Die Niere ist auf diesem Stadium bereits als kleine Ausbuchtung des Pericardiums deutlich zu erkennen, und der ectodermale Ausführungsgang nahezu mit ihr in Verbindung getreten. Magen und Leber sind beträchtlich nach links verschoben. Die Wand des Magens besteht aus hohem Cylinderepithel, während die großen Leberzellen an ihren zahlreichen Einschlüssen von Deutolecith, Fett und Vacuolen sehr deutlich zu erkennen sind (Fig. 42, Taf. XXV).

Wenn man an Totalpräparaten die hintere dorsale Partie eines Embryos, wie wir ihn soeben kurz beschrieben haben, und der ungefähr im Aussehen der Textfig. 8 entspricht, betrachtet, und den durch die Schale hindurch erkennbaren Pericardialsack ins Auge faßt, so fällt sofort beim Heben und Senken des Tubus eine kleine Einstülpung (*h*) der rechtsgelegenen Wand desselben auf, welche als deutliche Längsrinne oder Falte über den Pericardialsack hinwegläuft.

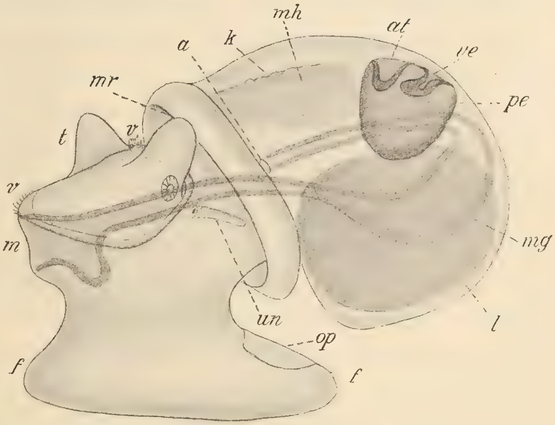
Wir können also an Totalpräparaten die erste Anlage des Herzens in Form einer Rinne feststellen und an Schnittserien bestätigen. Dieses ist jedoch nur für die jüngeren Stadien zutreffend. Das Studium der weiteren Ausbildung des Herzens an der Hand der Totalpräparate genügt jedoch nicht, da durch das Wachstum des Darmes und seiner Anhangsdrüsen, speziell der Leber, die Pericardialverhältnisse nicht mehr so deutlich erkennbar sind als bei jüngeren Embryonen.

Wir sehen uns daher veranlaßt, eine Schnittserie durch ein etwas älteres Stadium als das der Textfig. 8 zu geben. Die Schnitte (Fig. 43—47, Taf. XXV) sind Längsschnitte durch den Herzschlauch, und zwar durch ein Stadium, welches die Trennung in Vorhof und Kammer bereits erkennen läßt. Es ist etwas schwierig, direkte Längsschnitte durch den Herzschlauch (*h*) zu erhalten, da er erstens infolge der Krümmung der Pericardialwand selbst etwas gebogen ist, und ferner, weil er nicht mehr dorsal liegt, sondern auf die linke Seite des Embryos verschoben ist. Aus diesen Gründen ist die Orientierung etwas erschwert. Die auf Fig. 43—47 abgebildeten Längsschnitte treffen ihn jedoch in seiner ganzen Länge, so daß auf ihnen die Differenzierung des Herzens und seine Sonderung in Vorhof (*vo*) und Kammer (*ka*) deutlich zu erkennen ist.

Die Serie beginnt mit Fig. 43, Taf. XXV, auf der das Herz ganz oberflächlich angeschnitten dargestellt ist. Die rinnenförmige Einstülpung der Pericardialwand ist wohl auch hier auf diesen Flachschnitten erkennbar, jedoch nicht so gut zu demonstrieren als auf Längsschnitten durch den ganzen Embryo, welche das Herz im Querschnitt zeigen (Fig. 41 u. 42). Die Wand des Pericards (*P*) ist sehr dünn geworden, so daß stellenweise das Plasma mancher Zellen weit ausgezogen erscheint. Sie geht auf beiden Seiten kontinuierlich in den Herzschlauch über, was ebenfalls für die Entstehung desselben aus dem Pericard spricht. Die Wand des Herzschlauches ist naturgemäß stärker als die des Herzbeutels. Am Herzen selbst, welches durch eine ungefähr in der Mitte desselben auftretende Ringfurche in zwei Abschnitte, Vorhof und Kammer, getrennt wird, ist die Wand der letzteren (Fig. 45 *ka*) bedeutend stärker ausgebildet als die des Vorhofes (*vo*). An manchen Stellen der Kammerwand ist es sogar möglich, eine verhältnismäßig kompakte epitheliale Anordnung der Zellen festzustellen. Die Kommunikation zwischen den beiden Herzabschnitten wird durch eine sehr kleine Öffnung vermittelt, so daß sie nur auf besonders günstig getroffenen Schnitten zu sehen ist. Der Herzschlauch steht infolge seiner rinnenförmigen Bildung an seinen beiden Enden mit der primären Leibeshöhle in Verbindung.

Die Hohlräume, welche in der Nähe des Herzschlauches zu finden sind, sind Spalträume des Mesenchyms und müssen ihrer späteren Funktion gemäß einmal als Aorta (Fig. 25 *ao*, Taf. XXIII) in die Kammer einmündend, und weiterhin als Anlage der Kiemenvene des Vorhofes (*kv*, Fig. 49, Taf. XXV) gedeutet werden. Sobald eine Verbindung der einzelnen Spalträume des mesenchymatischen Gewebes stattgefunden hat, ist das Gefäßsystem der Schnecke vorhanden. Es bildet also eine vom Centralorgan unabhängig entstehende Anlage. Durch die Kiemenvene (Fig. 49 *kv*) kommt das Blut im arteriellen Zustand aus der Kieme in den Vorhof (*vo*), von dort in die Kammer (*ka*), und diese treibt es dann in die Aorta (*ao*).

Der Embryo hat inzwischen eine Gestalt angenommen, welche der erwachsenen Schnecke bereits nahekommt (Textfig. 9).



Textfig. 9.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus Korschelt und Heider, nach v. Erlanger). *a*, After; *at*, Atrium; *f*, Fuß; *k*, Kieme; *l*, Leber; *m*, Mund; *mg*, Magen; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *op*, Operculum; *pe*, Pericardium; *t*, Tentakel (Fühler); *un*, Urniere; *v*, Velum: *ve*, Ventrikel.

Der Fuß (*f*) hat seine definitive Lage und Gestalt bereits ein- und angenommen. Seine ventrale Fläche ist zur Kriechsohle abgeplattet. Der Deckel (*op*) liegt in Form einer kleinen chitinigen Platte am hinteren Ende auf der Dorsalseite des Fußes. Am Vorderende ist die noch sehr große Öffnung (*m*) des Mundes zu erkennen, während die Fühler (*t*) in Form kleiner Höcker bereits eine beträchtliche Größe erreicht haben. An der ventralen Seite des stark in die Länge gewachsenen Vorderdarmes ist die Radulaeinstülpung zur Form eines Säckchens ausgewachsen.

Sehr klar zeigt dieses Totalpräparat die Lagebeziehungen der im Eingeweidesack liegenden Organsysteme. Der Embryo wendet uns seine linke Hälfte zu, und da wir in dieser Lage das Pericard und den Herzschlauch vollständig vor uns sehen, so wird daraus die

Lageverschiebung dieser Organe auf die linke Seite des Embryos ersichtlich. Fernerhin kann man bemerken, daß das Pericard bedeutend kleiner geworden ist, was wohl auf die Entwicklung des umfangreichen Lebersackes und im vorderen Teil auf die weitergehende Ausbildung der Mantelhöhle zurückzuführen ist.

Auf späteren Stadien wird die Verschiebung des Herzens noch beträchtlicher, so daß das Herz schließlich ganz ventral in der linken Hälfte des Eingeweidesackes liegt. Auf dem Stadium der Fig. 9 wird dieser Teil der Leibeshöhle noch vollständig vom Magen (*mg*) und Leber (*l*) ausgefüllt. Die Mantelhöhle (*mh*), an deren dorsaler Wand bereits die Kiemen in Form kleiner Höcker auftreten, ragt als tiefe Einstülpung weit in den Eingeweidesack hinein.

Die wichtigsten Vorgänge der Herzbildung sind auf diesem Stadium bereits vorüber, und bei den weiteren Differenzierungen handelt es sich mehr um histologische Prozesse innerhalb der Herzwand. Diese sowohl wie das Pericard erhalten durch fortwährende Zellvermehrungen ein festeres Gefüge, besonders die Kammer, deren Wand bedeutend dicker wird und schließlich aus einer mehrschichtigen Zellenlage besteht. Fibrilläre Muskelfasern im Innern des Herzschlauches vervollständigen die histologische Struktur desselben.

Die Angaben der älteren Autoren über die Entwicklung des Herzens und des Pericards bei Mollusken sind von Meisenheimer in seiner *Limax*- und späterhin in der *Dreissensia*-Entwicklung entsprechend berücksichtigt worden, so daß wir an dieser Stelle nicht weiter darauf einzugehen brauchen. Es bleibt uns nur noch ein Vergleich von Herz und Pericard bezüglich ihrer Entwicklung bei den Gastropoden *Limax* (Meisenheimer) und *Planorbis* (Pötzsch[1]), sowie den Lamellibranchiaten *Dreissensia* und *Cyclas* (Meisenheimer) übrig, von denen über die Entwicklung des Blutgefäßsystems eingehende Untersuchungen vorliegen.

Eine speziellere Darstellung über die Herkunft und weitere Ausbildung der Herz-Pericardanlage hat, wie bereits hervorgehoben, Meisenheimer (48) für *Limax maximus* gegeben. Die Herz-Pericardanlage geht mit der Niere zusammen aus einer gemeinsamen Primitivanlage hervor, welche rechts vom Enddarm unter der Schalendrüse als unpaare, asymmetrische Wucherung aus dem Ectoderm entsteht. Wenn wir von der Entwicklung der Niere, welche sich frühzeitig von der gemeinsamen Anlage trennt, absehen, so bildet sich aus dem Herz-Pericardzellhäufchen auffälligerweise zuerst der Herzschlauch und dann erst nachträglich durch Auftreten von Spalträumen in dessen Wandung das Pericard. Wie wir sahen, fanden diese Prozesse in umgekehrter Reihenfolge bei *Paludina* statt. Dort bildete sich erst das Pericard und dann das Herz.

---

[1] O. Pötzsch, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie. XX. Bd. Heft 3. 1904.

Meisenheimer ist auf Grund dieser Resultate zu der Auffassung gekommen, daß die vorher beschriebene ectodermale Wucherung im Hinterende des *Limax*-Embryos eine »direkte« Organanlage sei. Ob diese Ansicht völlig zutreffend ist, wollen wir im allgemeinen Teil besprechen; jedenfalls darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß der in Frage stehende ectodermale Zellenhaufen eine ganze Anzahl von künftigen Organen enthält, und zwar von Organen, welche im allgemeinen als Derivate der sekundären Leibeshöhle aufgefaßt werden. Vielleicht könnte man daher in dem Zellenhäufchen den Rest eines Cöloms erblicken, besonders da die Verhältnisse bei *Paludina* diese Auffassung unterstützen.

Die ectodermale Entstehung dieser Wucherung würde wohl kaum der Auffassung von der cölomatischen Natur derselben im Wege stehen, da bei den Annulaten ganz ähnliche Bildungen, die zweifellos die sekundäre Leibeshöhle aus sich entstehen lassen, und welche ebenfalls ihren Ursprung am Hinterende des Embryos nehmen, nachgewiesen worden sind.

Nachdem sich die sog. »Primitivanlage« in zwei Teile gesondert hatte, von denen der eine der Niere den Ursprung gab, beziehen sich die weiteren Entwicklungsvorgänge auf den andern Teil des Zellhäufchens, aus dem Herz und Pericard entstehen. Eigentümlicherweise wird das Herzlumen durch Aushöhlung der soliden Anlage zuerst gebildet, und erst sekundär entsteht durch einen Abspaltungsprozeß von der Herzwand das Pericard. Meisenheimer hebt an einer Stelle seiner Arbeit hervor, daß die Pericardialbildung »sich auf Kosten eines Teiles des ursprünglichen Herzschlauches vollzieht, den wir also streng genommen gar nicht als solchen kurzweg bezeichnen dürften«.

Nachdem durch die Untersuchungen über Niere, Pericard und Herz von *Paludina* und *Limax* festgestellt worden war, daß bei der ersteren zuerst das Pericard und darauf das Herz gebildet wurde, während bei der letzteren diese Prozesse genau umgekehrt verliefen, d. h. erst das Herz und dann das Pericard entstand, so mußte es wünschenswert erscheinen, auch bei andern Gastropoden das

Schicksal dieser Organe zu verfolgen und zum Vergleich heranzuziehen. Pötzsch untersuchte daraufhin die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei dem basommatophoren Pulmonaten *Planorbis corneus*. Aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß bei dieser Form sowohl Urmesodermzellen, welche aus der hinteren Makromere *D* (Holmes) entstehen und weiterhin Mesodermstreifen vorhanden sind, deren Herkunft jedoch von Pötzsch nicht ganz sicher festgestellt werden konnte. Zum größeren Teil bilden sie sich zweifellos aus den Urmesodermzellen, ein Teil von ihnen scheint jedoch eine abweichende Entstehung zu nehmen. Am unteren Ende der Mesodermstreifen liegt auf späteren Stadien die paarige Nieren-Pericard-Herzanlage, und an dieser Stelle wandern nach Ansicht des Verfassers, die er jedoch mit gewisser Reserve wiedergibt, Ectodermzellen in das Innere der Furchungshöhle, um mit den Zellen der Mesodermstreifen zu verschmelzen, so daß deren unteres Ende möglicherweise ectodermal sein würde. In den darauf folgenden Stadien lösen sich die Mesodermstreifen von vorn nach hinten auf und bilden das Mesenchym des Körpers. Nur im hinteren Teil zu beiden Seiten des Enddarms bleiben zwei Zellhäufchen zurück, welche nicht der allgemeinen Auflösung anheimfallen, von denen der linke die Nieren-Pericard-Herzanlage bildet, während der rechte nur einige Zeit erhalten bleibt, um sich dann im Mesenchym aufzulösen. Während also anfangs die Anlage paarig war, geht dieser Zustand, welcher stark an die gleichen Verhältnisse bei *Paludina* erinnert, sehr bald in den unpaaren über. Am zurückbleibenden Zellhäufchen geht beim Wachstum desselben eine Sonderung in zwei Teile vor sich, indem der eine zu einem Bläschen mit Höhlung wird und die Anlage der Niere vorstellt, während der andre Abschnitt das Pericard und dann das Herz aus sich hervorgehen läßt. Die beiden Organe bilden sich in dem dazu bestimmten Zellhäufchen ziemlich zu gleicher Zeit; mitunter entsteht auch das eine etwas frühzeitiger als das andre. Das Herz legt sich auf der betreffenden Zellenmasse in Form zweier Vertiefungen an, des künftigen Vorhofes und der Kammer. An der Stelle, wo die beiden Vertiefungen zusammenstoßen, heben sich die seitlichen Wände des Zellhäufchens in die Höhe, um den sich bildenden Herzschlauch zu umwachsen. Sobald sich das Herz in Form dieser Rinne angelegt hat, bzw. in der Anlage begriffen ist, tritt in dem bislang soliden Zellenhaufen eine Höhlung auf, das Pericard. Durch Vergrößerung des Hohlraumes umwächst der Herzbeutel allmählich das Herz in Form eines dünnen Epithelsackes.

Wie wir im allgemeinen Teil sehen werden, bietet *Planorbis* betreffs seiner Pericard-Herzentwicklung vielfache Anklänge an die von *Paludina*.

Was die Pericard- und Herzbildung der beiden Lamellibranchiaten *Dreissensia polymorpha* und *Cyclas cornea* anbetrifft, so entstehen auch bei ihnen wie bei den oben erwähnten Gastropoden diese Organe zusammen mit der Niere und den Geschlechtszellen aus einer gemeinsamen Anlage, welche ihren Ursprung aus dem Ectoderm nimmt. Bei *Dreissensia* ist die Anlage unpaar und liegt anfangs in der Medianebene des Körpers, auf späteren Stadien nach ihrer Teilung jedoch symmetrisch und dorsal über dem Darme; bei *Cyclas* ist sie dagegen paarig und hat ihre Lage sogleich bei Beginn der Bildung zu beiden Seiten des Enddarmes. Ob die paarige oder die unpaare Anlage die ursprünglichere ist, werden wir im theoretischen Teil erörtern.

Sobald sich bei *Dreissensia* die paarige Anlage ausgebildet hat, entsteht durch Teilung der beiden Zellhäufchen je ein Nierenbläschen zu beiden Seiten des Darmes und eine diesen umfassende Zellenpartie. Aus der letzteren geht das Herz und weiterhin durch Abspaltung das Pericard hervor. Zweifellos bildet sich also bei *Dreissensia*, wie bei *Limax*, zuerst die Herzhöhlung, und dann erst das Pericard. Nach Festsetzung der Larve verlassen einige Zellen der hinteren, ventralen Pericardialwand den Zellverband und bilden eine unpaare, plattenartige Genitalanlage. Aus dieser unpaaren Anlage geht später durch Spaltung eine paarige hervor.

Bei *Cyclas* findet die Differenzierung von Pericard und Herz auf die Weise statt, daß umgekehrt erst das Pericard und dann das Herz gebildet wird; denn nachdem sich die Genitalzellen und die Niere von der gemeinsamen Anlage getrennt haben, treten in den beiden übrigbleibenden, den Darm seitlich umschließenden Zellenmassen jederseits zwei Hohlräume auf, welche von Meisenheimer (51) als die untere und obere Pericardialhöhle bezeichnet werden. Darauf verschmelzen die beiden oberen Bläschen, sowie die jeder Seite an einer vorderen und einer hinteren Stelle miteinander. Der zwischen ihnen in der Mitte stehenbleibende Strang wird zum Vorhof, die vereinigten vier Bläschen sind das Pericard und ihre innere, den Darm ringförmig umgebende Wand wird zur Herzwand. Schließlich erhalten die Anlagen der Vorhöfe Lumina, und diese brechen nach dem Herzen zu durch.

b. Circulationssytem.

Die Entstehung des Blutgefäßsystems beginnt bei *Paludina* sehr frühzeitig, indem sich im Vorderende des Embryos zwischen Oesophagus und Fuß ein großer mesenchymatöser Lückenraum oder Sinus bildet, welcher pulsierende Bewegungen ausführt und wohl mit einem Larvenherz verglichen werden kann. Weitere unregelmäßige Lückenräume, welche sich allmählich im Mesenchym verlieren, entstehen um Magen und Leber; sie sind jedoch nicht so deutlich erkennbar wie der im Vorderende liegende Sinus, welcher nicht nur auf allen Schnitten (spec. Querschnitten), sondern auch an Totalpräparaten und am lebenden Objekt, wo er durch seine Pulsationen auffällt, zu beobachten ist.

Wenn sich die ersten Anlagen dieses Circulationssystems, das seinem späteren Verhalten nach als Venensystem aufgefaßt werden muß, bemerkbar machen, ist das Herz noch nicht vorhanden, so daß die Entstehung beider eine völlig getrennte ist.

Die erste Anlage des ventralen Ursinus wird ungefähr bei jungen Embryonen sichtbar, welche sich auf dem Stadium der Textfig. 3 befinden. Die Schalendrüse hat ihre größte Ausdehnung erreicht. Der Mund (*m*) ist als Einstülpung gegen den Darm aufgetreten und der Fuß (*f*) macht sich an der Ventralseite in Form einer Hervorbuchtung bemerkbar. Herz und Pericard sind vorläufig noch nicht sichtbar, trotzdem finden wir schon den pulsierenden Sinus (*si*) in Form einer Lakune zwischen Darm und der ventralen Ectodermpartie. Dieser Hohlraum ist ein Teil der primären Leibeshöhle oder der Furchungshöhle und hat mit dem Cölom, aus dem später Pericard, Herz, Nieren und Genitalorgane entstehen, nichts gemein. Auf älteren Stadien (Textfig. 5 u. 6) wird dieser pulsierende Sinus (*si*) infolge Auswachsens des Hinterendes des Embryos mehr nach vorn verlagert, so jedoch, daß er trotzdem seine Lage über dem Fuß beibehält. Seine Verlagerung ist demnach nur eine scheinbare und steht mit dem Längenwachstum der Embryonen im engsten Zusammenhang.

Nachdem Pericard und Herz zur Ausbildung gekommen sind und die Scheidung des letzteren in Vorhof und Kammer eingetreten ist (Fig. 49, Taf. XXV), verbinden sich die bislang selbsttätig pulsierenden venösen Räume zu den Venenwurzeln, von denen aus das venöse Blut in die Kiemenarterie gelangt. Aus der Herzkammer entspringt die Aorta (Fig. 25 *ao*), welche sich sehr bald in die vordere Aorta (Aorta anterior), Kopf, Rumpf und Fuß versorgend, und in die hintere Aorta (Aorta posterior) spaltet, die Darm, Leber, Magen und die Geschlechtsorgane mit arteriellem Blut versieht.

Den Übergang des pulsierenden Sinus im Vorderende des Embryos in den vorderen Ast der Aorta habe ich im Gegensatz zu v. ERLANGER nicht beobachten können, vermute jedoch, daß diese Auffassung nicht ganz von der Hand zu weisen ist. Das gleiche gilt für den direkt mit der Herzkammer in Verbindung stehenden Teil der Aorta; auch er bildet sich an der Stelle, an der bei Beginn der Entwicklung der die Leber und den Darm umschließende Sinus lag.

Die weitere Ausbildung des Venensystems macht sich erst bemerkbar, wenn die arteriellen Gefäße bereits angelegt sind. Es bildet sich durch Entstehung mesenchymatöser Lückenräume in der Umgebung der Verdauungs- und Geschlechtsorgane.

Nach der von v. ERLANGER vertretenen Auffassung entstehen die Gefäße aus Spalten, welche einerseits zwischen Darmwand und visceralem Blatt des Mesoderms, anderseits zwischen Ectoderm und dem ihm anliegenden parietalen oder somatischen Blatt entstehen. Auch wir nehmen mit v. ERLANGER an, daß das Gefäßsystem aus der primären Leibeshöhle hervorgeht, können jedoch auf Grund der Untersuchungsresultate über die Entstehung des Mesoderms keineswegs mit der Ansicht v. ERLANGERS übereinstimmen, daß ein Cölom zur Ausbildung kommt, welches auf gewissen Entwicklungsstufen die ganze primäre Leibeshöhle ausfüllt.

Der Verlauf der einzelnen Gefäße ist von LEYDIG beim erwachsenen Tier und von v. ERLANGER für die Entwicklung von *Paludina* so eingehend beschrieben worden, daß im wesentlichen diesen Angaben kaum neues hinzuzufügen ist. Die Spaltung der aus der Kammer entspringenden Aorta in eine nach vorn verlaufende Aorta anterior, welche sich in die Aorta cephalica und in die Arteria pedalis teilt, und der schwächeren, nach hinten zu den Eingeweiden und Geschlechtsorganen ziehenden Aorta posterior oder visceralis erfolgt dicht in der Nähe der Herzkammer, so daß die eigentliche Aortenwurzel nur ganz kurz ist.

In den Embryonen lassen sich diese Hauptarterienstämme bereits auf ziemlich jungen Stadien leicht nachweisen, da ihre Wandung eine festere Begrenzung aus mesenchymatischen Zellen besitzt. Im Gegensatz dazu ist die Abgrenzung der Venen durchaus keine deutliche, vielmehr stehen sie mit Lymphräumen aufs direkteste im Zusammenhang.

Von den bislang vorliegenden Beobachtungen über die Entstehung des Blutgefäßsystems der Prosobranchier sind die von v. Erlanger an *Paludina vivipara* gemachten die eingehendsten. Sie stimmen mit den von mir angegebenen bis auf die Herleitung des Gefäßsystems überein.

Ganin (27) hat ebenfalls bei Prosobranchiern die unabhängige Entstehung des Blutgefäßsystems und des Herzens betont. Weiterhin gibt Fol (26) für die Wasserpulmonaten an, daß die erste Anlage der Aorta in einer Verlängerung der Kammer bestände. Auch von Sarasin sind für die Entwicklung von *Helix Waltoni* Angaben über zwei Blutgefäße des Fußes gemacht worden, von denen die eine die Eingeweide, die andre die Podocyste versorgt. Nach Meisenheimer (48) entstehen bei *Limax maximus* die Blutgefäße direkt aus den Lymphräumen des Körpers. Die Aorta cephalica und die Arteriae pedales sind in den Embryonen zuerst erkennbar und am schärfsten ausgeprägt. Die erste Anlage des Gefäßsystems besteht wie bei *Paludina* in der Bildung eines geräumigen Sinus, welcher dorsalwärts den Fuß durchzieht und sich von der Podocyste bis nach vorn zur Kopfblase erstreckt, um sich dann in den unregelmäßigen Lückenräumen des Mesenchyms zu verlieren.

Meisenheimer hält diese Lückenräume bei *Limax maximus* gleichfalls für die erste Anlage des Venensystems. Eine Aorta visceralis, welche sich kurz vor der Einmündung der Kopfarterie von dieser abzweigt und in den Darmtractus hineinzieht, ist ebenfalls bei *Limax* vorhanden.

Während die Arterien durch ihre feste Begrenzung, welche sie durch das Zusammentreten von Mesenchymzellen erhalten, leicht zu verfolgen sind, ist dieses beim Venensystem nicht der Fall, so daß die in den Vorhof mündende Lungenvene noch geraume Zeit aus den umgebenden Lymphräumen besteht, ohne daß eine festere epitheliale Begrenzung vorhanden ist.

Aus den bislang vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Angaben über die Entstehung des Blutgefäßsystems der Gastropoden läßt sich eine allgemeine Übereinstimmung insoweit feststellen, als die ersten Circulationsbewegungen in mesenchymatösen Lückenräumen zu suchen sind, aus denen das künftige Venensystem entsteht, während sich unabhängig von ihnen und auf bedeutend späteren Stadien erst das Herz entwickelt.

2. Die Ausbildung der beiden Nieren und ihrer Ausführgänge.

a. Die rechte, später in Funktion tretende Niere und ihre definitive Gestaltung.

Die rechte Niere, die wir als eine Ausstülpung des Pericards kennen gelernt haben, wächst zu einem Säckchen aus, welches die Verbindung mit dem Pericard beibehält und von hier aus nach vorn und hinten sich fast gleichmäßig ausdehnt, so daß die Nierenspritze annähernd in die Mitte des Organs zu liegen kommt. Eine offne Verbindung mit dem rechten Horne der Mantelhöhle, das zu ihrem Ausführgang wird, ist auf diesem Stadium entgegen den Angaben v. Erlangers noch nicht eingetreten. In Fig. 18, Taf. XXIII sehen wir die Verbindung der Niere mit dem Pericard, während die Fig. 19, der nächstfolgende Schnitt die quergetroffene Niere als geschlossenes Säckchen und den angeschnittenen rechten Zipfel der Mantelhöhle zeigt. Die Figuren entstammen einer Querschnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo als derjenige der Textfig. 8, S. 442; das Herz, noch eine verdickte Leiste, beginnt die Einstülpung, die linke Niere und die Gonade sind in Fig. 58, Taf. XXVI abgebildet. Bezüglich der stattfindenden Torsion verweise ich auf die Textfig. 12, S. 456.

Dieses Wachstum der Niere gewinnt stets an Ausdehnung, die Nierenspritze behält dabei ihre Lage ungefähr in der Mitte des Nierensackes bei und der Durchbruch der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn findet nunmehr statt. Die enge Nachbarschaft der Verbindungen der Niere mit dem Pericard einerseits und dem betreffenden Mantelhöhlenzipfel anderseits erfährt keine Änderung, da die Ausdehnung des Nierensäckchens über das Mantelhöhlenhorn hinaus stattfindet. Auf dem Querschnitt der Fig. 20, Taf. XXIII sehen wir die eben besprochenen Verhältnisse vor uns, das Durchbrechen der Niere in den Zipfel der Mantelhöhle, und das Nahebeieinanderliegen dieser Verbindung und des Nephrostoms, was, wie wir des späteren sehen werden, auch bis zur definitiven Ausbildung der Niere gewahrt bleibt. Der Embryo entspricht dem der Textfig. 9, S. 445. Das Herz zerfällt bereits in Kammer und Vorhof; die linke Niere und die Gonade sind in Fig. 35, Taf. XXIV zu sehen, einem Querschnitt, der etwas weiter nach vorn durch den gleichen Embryo geführt ist, die Gonade ist hier allerdings nur angeschnitten. Die Textfig. 13, S. 456 zeigt die Verlagerung der Organe infolge der eingetretenen Torsion.

Die Niere dieses Stadiums im Sagittalschnitt zeigt die Fig. 21, der Schnitt geht durch das Nephrostom; die Mündung der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn finde ich, wenn ich in der Serie mehrere Schnitte nach rechts verfolge; es beginnt sich von der eigentlichen Mantelhöhle abzusetzen, was namentlich auf dem folgenden Stadium deutlicher hervortritt.

Die Fig. 22 u. 23 zeigen die Niere eines etwas älteren Embryos im Quer- und Sagittalschnitt; der Nierensack hat noch weiter an Umfang zugenommen, das beschleunigte Wachstum wird durch zahlreiche Teilungsfiguren angedeutet. Die Verbindung der Niere mit dem Pericard ist in beiden Figuren zu sehen, diejenige mit der Mantelhöhle in Fig. 22 nur angeschnitten, da auf gut orientierten Querschnitten diese beiden Mündungen naturgemäß nie völlig in einer Ebene liegen. Diese Figuren entsprechen denen, die v. ERLANGER in Fig. 13, Taf. XXI und in Fig. 2 u. 3, Taf. XXII gibt. Ich möchte an dieser Stelle auch für die bereits besprochenen Nierenstadien auf die Konstruktionsbilder Fig. 10—12, Taf. XXI v. ERLANGERS verweisen, die zum besseren Verständnis dieser Vorgänge mir sehr geeignet scheinen. Um das Alter des Embryos dieses Entwicklungsstadiums zu charakterisieren, bemerke ich, daß die Bildung der Kiemenblättchen uns in Form von gut wahrnehmbaren ectodermalen Höckerchen der dorsalen Wand der Mantelhöhle entgegentritt, und das SPENGELsche Organ als ectodermaler Wulst links neben der Kieme angelegt wird. Der in toto gegebene Querschnitt derselben Serie, der Fig. 22 entnommen ist (Fig. 36, Taf. XXIV), zeigt neben dem auffallenden Wachstum der Leber, das Verhalten von linker Niere und Gonade, welch letztere auch hier nur angeschnitten ist. Ferner weise ich zum Vergleich auf die Fig. 61—63, Taf. XXVI hin, die von einem nur um ein weniges jüngeren Embryo als der dieses Altersstadiums gewonnen wurden. Über den Fortschritt der Drehung der Organe gibt die Textfig. 14 auf S. 456 Aufschluß.

Ein sehr wichtiges Stadium der Weiterentwicklung des Nierensackes tritt uns in Fig. 24, einem Querschnitt eines etwas älteren Embryos als der eben beschriebene, entgegen. Die Nierenwand beginnt sich in Falten zu legen, da der beschränkte zwischen Kiemenhöhle, Leibeswand und Pericard eingeengte Raum eine noch weitere Ausdehnung der Niere in ihrem ganzen Umfang nicht mehr zuläßt, und daher eine Flächenvergrößerung des Nierenepithels nur durch Faltenbildung erreicht werden kann, welches in gleichem Maße wie sich die Niere vergrößert, an Höhe abnimmt und kubisch wird. Am

Nephrostom gehen die Nierenzellen allmählich in das Plattenepithel des Pericards über. Die Zellkerne treten scharf hervor. Das mit der Niere in Kommunikation stehende rechte Horn der Mantelhöhle ist inzwischen beträchtlich ausgewachsen und bildet einen spezialisierten Teil der eigentlichen Mantelhöhle, so daß wir berechtigt sind, von diesem Stadium an, diesen Mantelhöhlenfortsatz seiner späteren Bestimmung nach als Ureter anzusprechen. Wir sehen ferner aus einem Vergleich der Fig. 16—24 auf Taf. XXIII und aus den Textfiguren der S. 456, daß die Niere eine beträchtliche Lageveränderung erfahren hat. Sie ist infolge der Torsion der hinteren Körperregion von rechts ventral allmählich nach links dorsal verlagert worden, es hat also eine Drehung um 180° von links nach rechts, im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers stattgefunden, von der nicht nur die Niere, sondern auch sämtliche übrigen Organe des Eingeweidesacks betroffen worden sind, Verhältnisse, die auf den umstehenden Textfiguren zur Geltung gebracht sind. Die Querschnitte sind stets durch das Nephrostom geführt und sollen neben der stattfindenden Vertikalverlagerung der Organe auch das zunehmende Wachstum der Embryonen im allgemeinen wie der Niere im besondern zeigen. Sie wurden deshalb sämtlich bei gleicher Vergrößerung (: 50) wiedergegeben.

Was die Torsionsverhältnisse selbst anbelangt, so kann ich mich den Untersuchungen J. M. Drummonds nur anschließen, und weiche nur in einem Punkt ab, den ich später im theoretischen Abschnitt, S. 504, näher besprechen werde. Durch den unglücklichen Umstand, daß ich beim Sammeln meines Materials Monstrositäten nicht beachtete und als wertlos nicht konservierte, da es nicht in meiner Absicht lag, diese Prozesse der Torsion zu studieren, war ich nicht in der Lage, in dieser Hinsicht mir ein Urteil zu bilden.

Hiermit ist die definitive Lage der Niere erreicht, sie befindet sich von nun ab auf der linken Seite der Schnecke. Die weiteren Veränderungen, welche die Niere bis zur Erreichung ihrer völligen Ausbildung noch durchzumachen hat, betreffen nur noch ihre Wandungen.

Fig. 25 u. 26, Taf. XXIII zeigt uns den Nierensack eines gleichalterigen Embryos im Sagittalschnitt; Fig. 25 jenen, bei schwächerer Vergrößerung, in seiner größten Ausdehnung, annähernd in der Mitte durchschnitten, mit dem Nephrostom, Fig. 26 dagegen, wo der Schnitt durch das nach links und oben liegende Ende der Niere geführt ist, das Auftreten der ersten Falte, was sich hier dadurch kundgibt, daß das vorher einheitliche Nierenlumen in zwei kreisförmige Lumina zerfallen ist, getrennt durch eine Zwischenschicht aus Mesenchymzellen, die durch die im Querschnitt der Fig. 24 sichtbare erste Falte gebildet wird.

Zwecks Orientierung weise ich auf die in toto abgebildeten Schnitte Fig. 25, Taf. XXIII und Fig. 37, Taf. XXIV, sowie Textfigur 15 hin. Die Fig. 24, 37 und Textfig. 15 entstammen einer Serie. Die rudimentäre linke Niere dieses Stadiums hat ebenfalls den Höhepunkt ihrer Ausdehnung erreicht, sie ist von kurzer Röhrenform und steht durch ihr Nephrostom in offener Verbindung mit dem zugehörigen wenig umfangreichen Pericardzipfel, während sie mit ihrem distalen Ende mit dem linken Mantelhöhlenhorn innig aber noch solid verbunden ist. Auch dieser Abschnitt der Mantelhöhle beginnt jetzt ein selbständigeres Gebilde zu werden. Diese Verhältnisse wie auch die Größe der Gonade zeigt die Modellfigur 68.

Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12. Fig. 13.

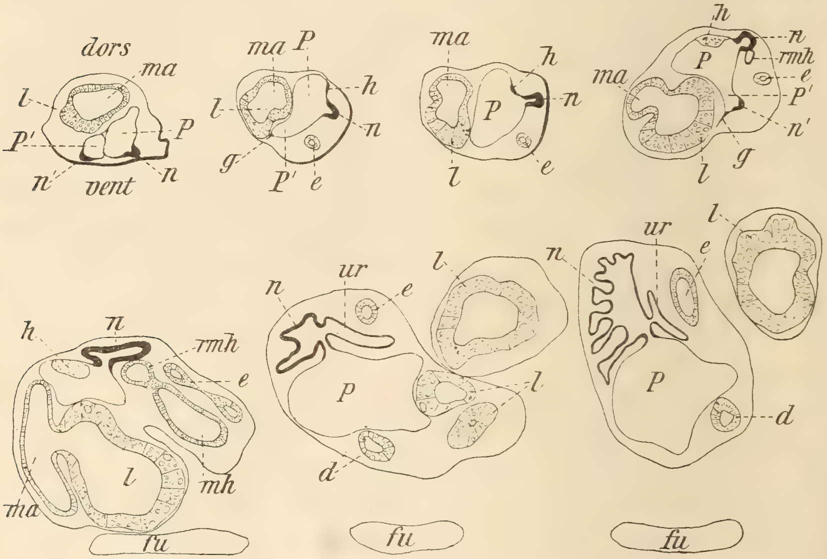


Fig. 14. Fig. 15. Fig. 16.

Textfig. 10—16[1]. Vergrößerung 50.

Die Zahl der Falten nimmt von nun ab beständig und schnell zu, entsprechend dem weiteren Wachstum des Nierensackes, während das kubische Nierenepithel sich in gleichem Maße verflacht. Die Querschnitte Fig. 27 und 29 führen das zahlreiche Auftreten von Falten der linken Wandung der Niere in klarer Form vor Augen, wie auch auf Sagittalschnitten entsprechender Stadien, Fig. 28, Taf. XXIII und Fig. 30 u. 31 auf Taf. XXIV der Erfolg der Faltenbildung zur Geltung kommt. Die Falten vertiefen sich, und in dieselben sind zu ihrer Stütze Mesenchymzellen eingewandert, Fig. 27 u. 29, ein Prozeß, der sich von vornherein bemerkbar macht, Fig. 24, wie wir auch ferner das Auftreten von Blutbahnen in den Falten konstatieren können, Fig. 24 u. 27, die auf diese Weise in die Niere einbezogen werden. Fig. 30 u. 31, Taf. XXIV sind Sagittalschnitte ein und derselben Serie; in Fig. 30 ist der Schnitt durch das Nephrostom und den faltenlosen Nierenteil, in Fig. 31 durch die ausgedehnte am meisten nach links liegende und reich gefaltete Nierenwand gelegt. Die Falten dringen weit in das Innere der Niere vor und lassen nur einen beschränkten Raum frei.

---

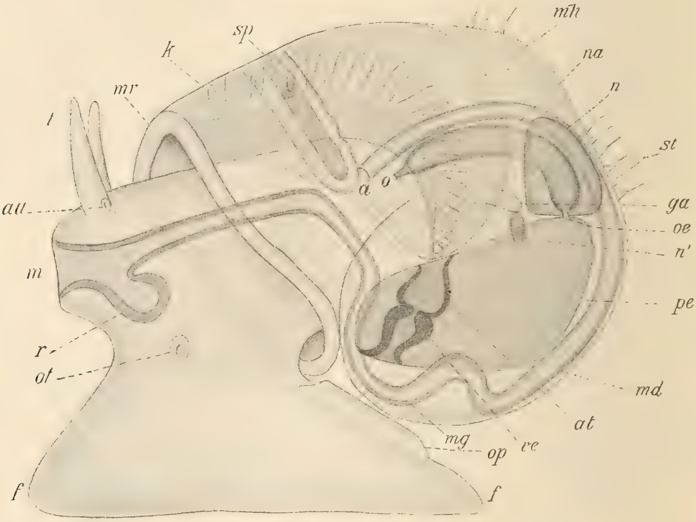
[1] Sämtliche Bezeichnungen der Textfiguren entsprechen den allgemein durchgehenden Abkürzungen; die Beschreibung befindet sich stets im Text.

Textfig. 16, S. 456, beweist, verglichen mit Textfig. 15, daß keine weitere Verlagerung der Niere nach links stattgefunden hat; die erreichte Lage bleibt dauernd bestehen. Das Alter dieser Embryonen entspricht dem Stadium der Textfig. 17 (S. 458), dem ältesten, welches dieser Arbeit als Übersichtsbild beigegeben wurde. Das Verhalten von linker Niere und Gonade auf einem etwas älteren Entwicklungsstadium erblicken wir in den Modellfiguren 69, 70, und 71 und der Textfig. 19 auf S. 463; die ausgehöhlte Gonade mündet in das Nephrostom der linken Niere, die rudimentäre Nierenspritze ist somit nicht mehr vorhanden; die rudimentäre Niere, die wir als kurze Röhre kennen lernten, hat diese Form beibehalten, ihr Durchbruch in ihren Ausführungsgang, in das weit ausgewachsene und kanalartige linke Mantelhöhlenhorn ist auch hier noch nicht eingetreten.

Die Niere hat inzwischen gemäß des ihr zustehenden Raumes eine einem Tetraeder nahekommende Pyramidenform angenommen, sie liegt im Hintergrunde der Mantelhöhle. Die Basis der Pyramide liegt nach oben, unter der hinteren und oberen Decke, und auf der linken Seite des Körpers; sie ist von außen sichtbar, während ihre Spitze nach innen zu liegt. Von den andern Seiten grenzt die eine an die Kiemenhöhle, die zweite an das Pericard, die dritte wird vom Ureter umfaßt; die beiden ersteren Seiten sind auf Sagittal-, die beiden letzteren auf Transversalschnitten zu sehen. Die gewölbte Basis der Niere wird ihrer Lage und Form entsprechend in beiden

Schnittrichtungen getroffen, sie liegt hier wie dort nach der äußeren Körperwand zu.

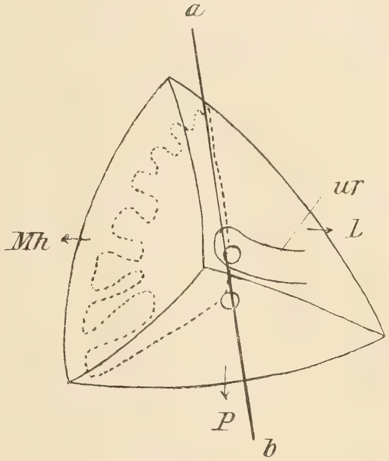
In nebenstehender Textfig. 18 füge ich ein Schema der Niere bei, wie ich es mir nach Schnitten konstruiert und an Totalobjekten gesehen habe. Die Niere ist auf ihre Basis gestellt gedacht, man sieht von oben auf ihre Spitze. Nach links liegt die Kiemenhöhle (*Mh*), nach unten das Pericard (*P*) und nach rechts der Ureter *ur*, bzw. die Leber (*L*). Die Verbindungen der Niere mit Pericard und



Textfig. 17.

Ein nahezu reifer Embryo von *Paludina vivipara* (aus Korschelt und Heider, nach v. Erlanger). *a*, After; *at*, Atrium; *au*, Auge; *f*, Fuß; *ga*, Geschlechtsausführungsgang; *k*, Kieme; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mg*, Magen; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *n*, Niere: *na*, Nierenausführungsgang; *n'*, rudimentäre linke Niere; *o*, Öffnung des Ureters in die Mantelhöhle; *oe*, Öffnung der Niere in das Pericardium; *op*, Operculum; *ot*, Otolithenblase: *pe*, Pericardium; *r*, Radulatasche; *sp*, Spengelsches Organ; *st*, Stacheln an der Schale; *t*, Tentakel (Fühler); *ve*, Ventrikel. — *n* liegt über *na*; die Gonade ist nicht zu sehen.

Ureter sind eingezeichnet, sie liegen nahe beieinander. Linie *ab* soll die Schnittrichtung der gegebenen Querschnittsbilder anzeigen, punktiert ist ein solcher Schnitt eingezeichnet worden, er geht durch das Nephrostom, aber streift nur die Mündung in den Ureter, da beide Verbindungen, wie schon früher hervorgehoben, nicht völlig in einer Ebene liegen. Die Form eines Dreiecks werden wir auf allen Abbildungen der Quer- wie Sagittalschnitte konstatieren können. In den Querschnittsbildern der Fig. 24, 27, 29 sind die Falten in ihrer Längsrichtung durchschnitten, während sie auf Sagittalschnitten, Fig. 26, 28, Taf. XXIII und Fig. 31, Taf. XXIV quergetroffen erscheinen; die Schnittrichtung liegt in gleicher Ebene mit der Nierenbasis, die in ihrer größten Ausdehnung abgebildet wurde. Größere Falten werden sekundär wieder in zahlreiche kleinere Falten geteilt; hierdurch und durch das stete Zunehmen der Faltenbildung erhalten wir Bilder, Fig. 31, die der Niere das Aussehen einer tubulösen Drüse verleihen. Auf dem Sagittalschnitt der Fig. 30 erblicken wir nur noch den Querschnitt einer weit vorgedrungenen Falte, und da der Schnitt mehr in der Nähe der Spitze der Nierenpyramide durch das Nephrostom geführt ist, mehrere sich verflachende Ausläufer von Falten auf der rechten Seite des Bildes der hier noch angeschnittenen Nierenbasis.



Textfig. 18.

An der Hand der gegebenen Bilder können wir konstatieren, daß die Faltenbildung der Nierenwandung vorwiegend und anfänglich nur von dieser Wandung der Nierenbasis ausgeht, während die übrigen Seiten fast gänzlich von ihr frei bleiben; wir erhalten so eine geräumige Urinkammer, die einerseits mit dem Pericard, anderseits mit dem Ureter verbunden ist. Ferner sehr bemerkenswert ist das Auftreten einer Tunica propria, die uns hier in den Fig. 30 u. 31 zum erstenmal entgegentritt, wie auch das Protoplasma der Nierenzellen noch feinkörniger geworden ist und bereits vacuolisiert erscheint. Das Vorhandensein zahlreicher Blutbahnen innerhalb des Nierenkörpers erwähne ich nebenbei.

Auch v. Erlanger[1] beschrieb das Auftreten von Falten der Nierenwand, doch entspricht ein Bild, wie es v. Erlanger in seiner Fig. 4 auf Taf. XXIII gibt und welches er aus Sagittalschnitten kombiniert hat, nicht dem wirklichen Sachverhalt und ist direkt eine Unmöglichkeit, wie aus meinen Untersuchungen klar hervorgeht.

Eine Bestätigung meiner entwicklungsgeschichtlichen Befunde erblicke ich dagegen in den Angaben von PERRIER[1] über den Bau der ausgebildeten Prosobranchiernieren. Nach ihm ist das drüsige Epithel der Niere auf die seitlichen Wandungen oder Teile derselben beschränkt, und findet sich nie nach der Leber — oder was gleichbedeutend ist, nach dem Ureter, — oder dem Pericard zu. Seine Fig. 37 auf Taf. VIII zeigt die gleichen Verhältnisse der von mir gegebenen Textfig. 18.

---

[1] R. v. Erlanger, l. c.

Um das Ganze zu vervollständigen ist noch ein älteres Stadium der Nierenbildung gegeben, welches bereits das Organ in seiner Funktion darstellt. Die Präparate wurden von Embryonen gewonnen, die künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen sind, Fig. 32 u. 33 auf Taf. XXIV. Die Falten haben sich noch stärker vermehrt und untereinander verbunden; das stark verästelte Drüsenepithel hat sich noch weiter verflacht, und die vacuolenreichen Drüsenzellen sitzen der bereits erwähnten Tunica propria auf; zahlreiche Blutbahnen liegen zwischen den einzelnen Verästelungen. Etwas Neues bieten uns diese Stadien durch das Auftreten von Vacuolen mit Concrementen innerhalb der Drüsenzellen, ein Beweis, daß das Organ seine secretorische Tätigkeit nunmehr begonnen hat. Die Niere einer erwachsenen Schnecke zeichnet sich vor diesem Stadium nur durch eine noch weitergehende Verästelung der Nierenbälkchen und noch feinerer histologischer Differenzierung aus. Jene bilden schließlich eine kompakte secernierende Masse, die aus einem verwickelten System von Trabekeln besteht, die aus Bindegewebe, Gefäßen und Drüsenepithel gebildet, an der Wand befestigt sind, und wie ein Schwamm untereinander in Verbindung stehen. Die Lagebeziehungen der Niere und ihrer Verbindungen mit Pericard und Ureter sind dieselben geblieben wie in Fig. 29, Taf. XXIII; auch hat das Nephrostom seine Lage ungefähr in der Mitte des Organs beibehalten, die bereits auf sehr jungen Stadien der Nierenentwicklung beschrieben wurde. Die Fig. 32, Taf. XXIV zeigt den sehr kurzen Renopericardialgang mit seinen relativ hohen Zellen — auf dem nächsten Schnitte mit der Urinkammer in Verbindung tretend —, und wenige Schnitte weiter, Fig. 33, die Mündung der Urinkammer in den Ureter. Auch bei noch älteren Stadien, die dem ausgewachsenen Tiere gleichkommen, befindet sich die Einmündung der Niere in das weite

---

[1] R. PERRIER, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Scienc. nat. (Zoologie). 7e Sér. T. VIII. 1889.

Pericard wie früher gleich in der Nähe der freien Nierenfläche, dicht an der Grenze, wo der Harnleiter beginnt. Die Drüsenzellen der Niere sind alle gleich und von typischer Ausprägung, ohne Wimpern, mit großen, scharf ausgeprägten Vacuolen und Concretionen darin. Nur in der Nierenkammer nach dem Nephrostom zu werden die Zellen mehr kubisch, verlieren die Fähigkeit der Secretion und sollen nach PERRIERS Angaben wimpern; sie greifen so auf den Trichtergang über, den sie ganz ausfüllen. Zum Vergleiche weise ich auf PERRIERS Fig. 41, 42 u. 45, Taf. IX hin. Ich konnte keine Wimpern hier nachweisen, obwohl das Präparat ganz besonders gut konserviert und gefärbt war und die feinsten histologischen Differenzierungen wiedergab; es mag vielleicht der Fall sein, daß die Wimpern erst recht spät und erst beim ausgewachsenen Tiere auftreten. Der kurze Renopericardialgang trägt auf seiner Innenseite Längsleisten, die durch Erhöhung des Epithels hervorgerufen sind; seine Zellen sind sowohl von denen der Niere wie von denen des Pericards abgesetzt. Eine Abhängigkeit der beiden Öffnungen der Niere in das Pericard und den Ureter, wie sie von WOLFF[1] angenommen wurde, scheint nicht zu bestehen, da auch ich wie PERRIER keine Verbindung der Muskulatur dieser beiden Mündungen nachweisen konnte.

Den Blutkreislauf der Niere beschreibt SIMROTH[2] nach PERRIERS Untersuchungen wie folgt. Wenige Gefäße entstehen aus dem Perirectalsinus mit gemeinsamen Stamm. Im Innern der Niere bildet sich eine eigne Wand mit ringförmig und schräg verlaufenden Muskelfasern; siehe PERRIERS Fig. 43 u. 44, Taf. IX.

Die spärlichen Gefäße gehen gleich in Lakunen über, mit zweierlei Bindegewebszellen. Die einen, in der Nachbarschaft der Gefäße, sind sehr klein, mit minimalem Kern und sternförmigen Ausläufern, von denen einer in der Wand der Lakune verläuft, während die andern sich in der Gefäßwand verlieren. Wo die Lakunen weiter werden, vergrößern sich auch die Sternzellen und ihre Kerne. Das Blut sammelt sich endlich in zwei Hauptlakunen an den beiden Nierenrändern. Sie vereinigen sich vorn und gehen in den zuführenden Kiemensinus über.

Der Ureter, in den sich die Niere mit einem, oder nach

---

[1] G. WOLFF, Einiges über die Niere einheimischer Prosobranchiaten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.

[2] H. SIMROTH, BRONNS Klassen und Ordnungen. III. Bd. Mollusken. Liefg. 62—65. 1902. Urogenitalapparat der Prosobranchier.

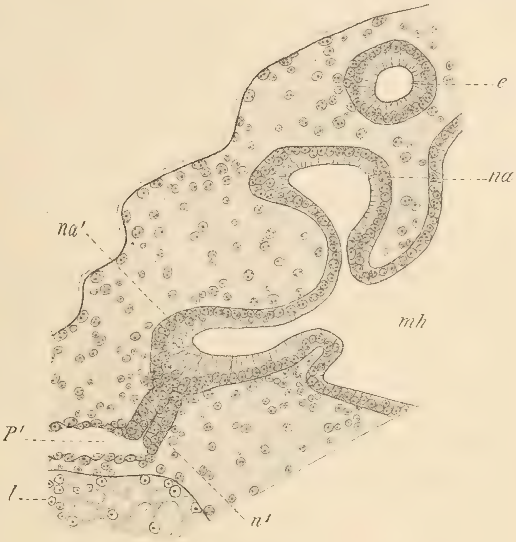
Perriers Angaben, zuweilen auch mit zwei Poren öffnet, erstreckt sich bis nach vorn, um auf einer Papille zwischen Rectum und Genitalpapille — beim Weibchen — auf der rechten Seite des Tieres zu münden.

b. Die linke, rudimentäre Niere.

Die rudimentäre linke Niere steht in engster Beziehung zum Genitalsystem, und wird daher auch mit diesem zusammen in einzelnen Punkten näher besprochen werden.

Sie macht in der Hauptsache denselben Entwicklungsprozeß durch wie die rechte, später funktionierende Niere bis zu einem gewissen Stadium, da sie von hier ab in den Dienst des Genitalsystems gestellt wird. Der Entwicklungsprozeß verläuft nur viel langsamer und rudimentärer, wie ja auch die im vorhergehenden Abschnitt beschriebene Anlage der linken Niere von Anfang an viel unbedeutender als diejenige der rechten ist; Fig. 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII. Jedenfalls aber wird sie nie zurückgebildet, wie v. Erlanger annimmt; sie stellt auch nicht zeitweilig ihre Entwicklung ein, sondern ihr verzögerter Bildungsgang bewegt sich in sehr engen Grenzen.

Schon was die Anlage der linken Niere anbetrifft, befindet sich v. Erlanger sehr im unklaren; nach seinen Ausführungen ist die Entwicklung der rudimentären Niere fast von Anfang an eine regressive. Die erste Anlage beschreibt v. Erlanger für ein Altersstadium, welches dem in Textfig. 6, S. 431 abgebildeten Embryo entspricht. Dies trifft zu, wie ein Blick auf die von uns gegebenen Querschnitte Fig. 12 u. 13 auf Taf. XXII beweist, aber v. Erlanger bildet hierfür auf Taf. XXII in Fig. 6 einen Querschnitt ab, der offenbar viel jünger ist und welcher unsrer Fig. 10, Taf. XXII entspricht, und auf welchem er eine Partie noch ungeordneter Zellelemente des noch nicht ausgebildeten linken Pericardteiles als rudimentäre Niere anspricht. Auf einem nur wenig älteren Stadium, in seiner Fig. 12 auf Taf. XX — »das Septum hat sich eben zurückgebildet« — ist sogar in dieser besprochenen Verdickung N' ein Lumen aufgetreten; sie wird von v. Erlanger als etwas flach getroffene Ausstülpung angesehen. »Diese Ausstülpung, so fährt er fort, bildet sich jedoch bald zurück und ist in Fig. 8, Taf. XXI« — das Alter des Embryos liegt zwischen Textfig. 6 u. 7, S. 431 u. 435 und ist wiederum wenig älter als Fig. 12, Taf. XX — »nur noch als eine Verdickung, welche sich noch eine Zeit lang erhält, zu erkennen.« Ebenso bildet sich nach v. ERLANGER der zugehörige linke Zipfel der Mantelhöhle auch nicht weiter. Seine Fig. 1, Taf. XXIII entspricht dem Alter unsrer Textfig. 7, S. 435, zeigt die linke Niere noch als eine Verdickung der Pericardialwand; in Fig. 11, Taf. XXI, welche von einem Embryo unsrer Textfig. 8 stammt, erblicken wir zum letzten Male *N'*, es sind dort »die letzten Reste der rudimentären linken Niere in Gestalt einer unbedeutenden Verdickung erhalten«.



Textfig. 19.
Sagittalschnitt durch einen Embryo vom Alter der Textfig. 17, S. 458. Vergrößerung 200.

Als solide Wucherung der linken Kammer angelegt, Fig. 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII, Fig. 50, 51 u. 55, Taf. XXVI, bildet sie bald eine kleine Aussackung der Pericardialwand, Fig. 52, 56 u. 58, Taf. XXVI, die sich sodann wenig in die Länge streckt. Die Folge davon ist ein kleines, röhrenförmig ausgezogenes Säckchen mit engem Lumen, welches sich von seiner Verbindung mit dem Pericard bis zu derjenigen mit dem soliden Ende des linken Mantelhöhlenhornes erstreckt; siehe Fig. 34, 35, 36 u. 37, Taf. XXIV, Fig. 61, Taf. XXVI, Textfig. 17, S. 458, 19 u. 20, letztere S. 471, sowie die Modellfiguren 68, 69 u. 70.

Vergleichen wir dieses Stadium mit demjenigen der frühesten Entwicklung der rechten Niere in Fig. 18 u. 19, Taf. XXIII, so konstatieren wir in beiden Fällen das gleiche Resultat. Während nun das rechte Nierensäckchen beständig an Ausdehnung gewinnt und über seine beiden Verbindungen hinaus, mit Pericard und mit Mantelhöhle, beträchtlich auswächst, zu einem Beutel, der eine bedeutende Größe erreicht, bleibt das linke längliche Nierensäckchen, da ihm ja eine ganz andre Aufgabe als der rechten Niere zufällt, auf diesem Stadium stehen und stellt sich seiner kurzen Ausdehnung und seines engen Lumens wegen als ein Röhrchen dar, das bestrebt ist, lediglich eine direkte Verbindung zwischen dem linken Pericard- und Mantelhöhlenzipfel möglichst zweckmäßig herzustellen.

Auch dieser spätere Ausführgang der linken Niere war von seinem ersten Auftreten an viel weniger umfangreich als der entsprechende Zipfel der Mantelhöhle auf der rechten Seite, Fig. 14 u. 15, Taf. XXIII und Modellfig. 64, 66 u. 67. Man kann hier noch weniger von einer Rückbildung sprechen, er verhält sich wie die linke Niere und bleibt in steter solider Verbindung mit dieser, indem er das ursprüngliche Verhältnis bewahrt, welches wir in der Modellfig. 64, 66, 67 kennen gelernt haben. Die besprochenen Verhältnisse zeigen die Fig. 52, 58 — in Fig. 58 *lmh* nur angeschnitten —, Fig. 34, 35, 36, 37, 61 auf Taf. XXIV u. XXVI, Textfig. 19 auf S. 463 und 20, S. 471, sowie die Modellfig. 68, 69, 70 u. 71. Die auch hier folgende Kommunikation tritt erst ganz bedeutend spät ein.

Die Beziehungen, welche zwischen der rechten und linken Niere hinsichtlich ihrer Größe und Lage in den verschiedenen Entwicklungsstadien bestehen, sind im vorausgehenden Abschnitt bereits dargelegt worden. Betrachten wir nochmals die Textfig. 11 u. 13, S. 456, so sehen wir, daß, abgesehen von der Weiterentwicklung und der Torsion des ganzen Eingeweidesackes sich nichts verändert hat, sämtliche Organe, rechte Niere, linke Niere, Herz und Gonade haben ihre Positionen beibehalten. Das gleiche gilt von dem rechten und linken Horne der Mantelhöhle, die sich auf Textfig. 19, S. 463 in derselben relativen Lage noch zueinander sich befinden, wie in der Modellfigur 64; auch der Enddarm mündet in nächster Nähe, siehe auch Fig. 34, Taf. XXIV. Die Lagebeziehungen von Ureter, Geschlechtspapille — beim Weibchen — und Rectum bleiben bekanntlich auch bei der ausgewachsenen Schnecke bestehen.

Auch die linke Niere erleidet eine Verlagerung um 180° von links nach rechts, so daß wir sie dann in Gestalt der inzwischen erreichten kurzen Röhrenform auf der rechten Seite des Tieres zu suchen haben. Ihr weiteres Schicksal und dasjenige ihres Ausführganges wird im folgenden Abschnitt der Bildung der Genitalorgane besprochen werden.

3. Die Bildung der Geschlechtsorgane.

Die Anlage der Gonade stellte ich, von den Angaben J. M. Drummonds[1] abweichend, als eine bereits sehr frühe fest; vgl. oben S. 437

---

[1] J. M. Drummond, The development of *Paludina vivipara*, siehe S. 101 u. Fig. 15, Pl. VIII. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.

u. 438, Fig. 50—60, Taf. XXVI. Sie erfolgte ebenfalls als solide Wucherung im linken Pericardteile, dorsal und dicht neben der linken Nierenanlage und dem Leberrande angelagert, eine Lage, die sie stets beibehält. Die anfangs aus wenigen Zellen bestehende Wucherung vergrößert sich durch schnelle Vermehrung ihrer Zellen zu einem ansehnlichen Zellstrang, der stets an Ausdehnung zunehmend, sich längs der Leber hinschiebt. Er bleibt auch in steter Verbindung mit der eng benachbarten linken Niere und erfährt wie sie dieselbe Verlagerung auf die rechte Seite des Tieres, siehe Querschnitt Fig. 35 und Frontalschnitt Fig. 34 auf Taf. XXIV. Auf diesem Stadium, auf dem wir die rudimentäre (linke) Niere als ein röhrenförmiges Säckchen kennen lernten, hat die Gonade schon eine ansehnliche Größe erreicht und ihre bereits differenzierten Zellen heben sich durch teilweise hellere Färbung von umgebenden Mesenchymzellen deutlicher ab; Fig. 59, Taf. XXVI. An ihrem ständig dem Wachstum und der Windung der Leberspitze von vornherein folgenden Ende bildet sich später eine kolbenförmige Verdickung, und bald darauf findet durch Auseinanderweichen ihrer Zellen ein von hier nach vorn fortschreitendes Aushöhlen der ganzen Gonade statt; siehe Modellfig. 68, 69, 70, 71 und Textfig. 20, S. 471 sowie Fig. 38, Taf. XXIV. Die Fig. 34, 35, Taf. XXIV und Fig. 59, 60, Taf. XXVI sind sämtlich von Embryonen gewonnen, welche dem in der Textfig. 9, S. 445 abgebildeten entsprechen, die Fig. 34 und 60 entstammen ein und derselben Serie. In dem Sagittalschnitt der Fig. 59 haben wir die Gonade fast in ihrer ganzen Ausdehnung vor Augen. Das Bild wurde aus zwei aufeinander folgenden Schnitten kombiniert, der eine Schnitt enthielt den größten Teil der Gonade, der zweite die Gonadenwurzel, d. h. den mit dem Pericard verbundenen Teil der Gonade. Da die Gonade schräg nach oben steigt und sich bereits an der beginnenden ersten Windung der Leber beteiligt und sich somit aus der Ebene des Schnittes herausbiegt, hätte ich noch zwei weitere Schnitte zu Hilfe nehmen müssen, um sie in ihrer gesamten Länge zu zeigen; es käme noch etwa $^1/_3$ der Länge dazu; dieser distale Endteil folgt bogenförmig dem Leberrande. Der Frontalschnitt Fig. 60 zeigt dagegen nur die Gonadenwurzel, zugleich aber auch die angeschnittene, der Gonade dicht anliegende rudimentäre Niere, welche uns auf Fig. 34, Taf. XXIV in vollem Umfange zugleich mit dem zugehörigen Mantelhöhlenhorn entgegentritt. Dasselbe zeigt das Übersichtsbild Fig. 35, Taf. XXIV, ein Querschnitt desselben Stadiums, doch ist hier die (linke) rudimentäre Niere schon etwas mehr in die Länge gewachsen, womit ein Engerwerden des Nierenlumens verbunden ist, was wir auch bei einem Vergleiche von Fig. 58, Taf. XXVI, der rudimentären Niere eines jüngeren Stadiums, und der Fig. 34, Taf. XXIV bemerken. Die Gonade ist auf Fig. 35 nur angeschnitten.

Dieses Stadium spricht Drummond, wie bereits erwähnt wurde (S. 438), als die Anlage der Gonade an; ihre Fig. 15, Taf. VIII entspricht der von mir in Fig. 35, Taf. XXIV gegebenen, nur ist auf jener Figur die Torsion bereits weiter vorgeschritten, wenn anders ich annehmen muß, daß der betreffende Embryo nicht auf den Fuß orientiert wurde. Die von v. Erlanger auf Taf. XXI, Fig. 12 gegebene Figur eines Embryos dieses Alters zeigt, was die Torsion anbelangt, dieselbe Orientierung wie meine Fig. 35; man muß allerdings davon absehen, daß die auf den v. Erlangerschen Bildern rechts liegende Seite der linken des Tieres entspricht und umgekehrt. Vgl. auch die Textfig. 10—16 auf S. 456.

M. Drummond sagt über die Gonadenanlage: »Dorsal ist das Pericard eingeengt zu einem Punkt neben der Leber, und hier ist eine Wucherung (Proliferation) von Zellen im Entstehen begriffen, welches die Anlage der Gonade ist.« Ihre Detailbilder 2, 3 und 4 sollen diese Verhältnisse, schon etwas weiter entwickelt, zeigen. Sie entsprechen im ganzen meinen Fig. 61, 62 u. 63, Taf. XXVI, doch zeigt dort die rudimentäre Niere noch ein bedeutend weiteres Lumen als diejenige der Fig. 61. Dieser Querschnitt wurde durch die Mitte der ursprünglich linken Niere gelegt, er zeigt die innige aber noch solide Verschmelzung derselben mit dem zugehörigen Mantelhöhlenhorn und ihre offene Verbindung mit dem linken Pericardabschnitt. Einige Schnitte weiter nach vorn liegt die Gonade dieses Embryos, welche uns die Fig. 62 u. 63 zeigen, zwei aufeinanderfolgende Schnitte dieser Serie, die von einem Stadium gewonnen wurden, welches zwischen der Textfig. 9, S. 445 und der Textfig. 17, S. 458 liegt, und von dem Totalschnitte in Fig. 36, Taf. XXIV und in Textfig. 14, S. 456 vorliegen.

Fig. 62, Taf. XXVI: Die rudimentäre Niere ist noch angeschnitten namentlich in ihrem proximalen Anfangsteil, der direkt an die Gonadenwurzel anstößt, ohne eine scharfe Abgrenzung von dieser aufzuweisen, eine Beziehung, die uns bereits aus dem Studium der frühen und frühesten Gonadenentwicklung bekannt ist. Um dieses Verhalten, welches nicht unwichtig ist, nochmals ins Gedächtnis zurückzurufen, verweise ich auf die Fig. 55, 52, 50, 51, 56, 57, 58 und 60 auf Taf. XXVI, die mehr oder weniger das Gesagte zur

Geltung bringen. Dieses Verhalten von rudimentärer Niere und Gonade zeigt am instruktivsten die Modellfigur 67, die Rekonstruktion des Hinterendes eines Embryos der Textfig. 6 auf S. 431, mit jüngster Herz- und Gonadenanlage; die beiden Querschnittsbilder Fig. 50, Taf. XXVI und Fig. 17, Taf. XXIII entstammen der zum Modell verwandten Serie. Eingehend beschrieben wurden diese Verhältnisse auf S. 439—440.

Das am meisten in die Augen fallende der Fig. 62 ist der unscheinbare Pericardzipfel; um eine Erklärung hierfür zu liefern, muß ich weiter ausholen. Der linke Pericardteil steht schon von seiner frühesten Anlage an dem rechten beträchtlich an Umfang nach, was während der jungen Stadien erhalten bleibt und wir auch jetzt noch bei den älteren Embryonen bestätigt sehen; besonders klar tritt dieser Unterschied auf solchen Präparaten hervor, in denen Reste des früheren Septums ausnahmsweise noch spät erhalten geblieben sind. Zeigt schon die Fig. 17, Taf. XXIII oder noch besser das Modell dieses Embryos, Modellfig. 64—67, wie so sehr beträchtlich der linke Abschnitt des Pericards im Vergleich zum rechten reduziert erscheint, — namentlich wenn man beachtet, daß sich letzterer im Gegensatz zu jenem auch noch beträchtlich nach vorn und hinten erstreckt —, so macht dieser gewaltige Unterschied zwischen beiden Pericardabschnitten bei Embryonen ungefähr dieses viel späteren Stadiums, z. B. bei Betrachtung der Fig. 35, Taf. XXIV, einen überraschenden Eindruck. Was aber diese auffallende Differenz ausmacht und den linken Pericardteil noch kleiner erscheinen läßt, ist nicht eine tatsächliche Reduktion desselben, sondern vielmehr das besonders nach vorn ausgedehnte Wachstum des rechten Pericardabschnittes, während der linke ungefähr auf seiner ursprünglichen Größe stehen bleibt und nur ganz unwesentlich an einem Wachstum teilnimmt, was durch seine beengte Lage zwischen Leber und Mantelhöhle bedingt ist. Ich kann an der Hand meiner Bilder für das beschriebene Verhalten des linken Pericardteiles dem Leser einen Beweis liefern. Sämtliche Figuren, welche für die Gonadenentwicklung in Betracht kommen, sind, um das fortschreitende Wachstum der Gonade einwandsfrei zeigen zu können, fast sämtlich in gleicher Vergrößerung ausgeführt: Zeiss, homog. Immers. 2,0 × 1,30 und Oc. II, Fig. 59 u. 61—63 dasselbe Objekt. mit Oc. I. Desgleichen können alle in Frage stehenden Modellfiguren zu diesem Beweise herangezogen werden; sie sind ausnahmslos in einer Vergrößerung Zeiss E und Oc. II angefertigt worden.

Dies Gesagte wird zwar für Fig. 61 ohne weiteres überzeugend sein, wie aber steht es mit dem schmalen Pericardzipfelchen der Fig. 62? Auch dieses ist unschwer zu beantworten. Wir nehmen wieder Modellfigur 65 und 66 zu Hilfe, ebenso Modellfigur 68, welches das Gonaden-Nierenverhältnis eines nur wenig älteren Embryos als der der Fig. 61—63 zeigt. Bei Beantwortung dieser Frage ist besonders bemerkenswert, daß der linke Pericardabschnitt nicht die bedeutende Ausdehnung und Tiefe nach vorn zu erfährt als der rechte, sondern er wird bald schmäler, seine seitlichen Wände konvergieren mehr und mehr und bilden eine rinnenförmige Mulde. Dies kann natürlich verschieden stark auftreten, da individuelle Variationen in gewissen Grenzen vorkommen, so daß dieser Pericardteil bald einem scheinbar durch die Gonade ausgezogenen Zipfel gleichkommt, bald eine mehr breite, abgestumpfte Form wie früher zeigt. Dieses auf die Fig. 61—63 angewandt, erklärt ohne weiteres das Verhalten des Pericardteiles dieser Bilder.

In Fig. 61 geht der Schnitt durch den mehr nach hinten liegenden Abschnitt des Pericards, es ist hier in seiner größten Ausdehnung getroffen und entspricht, was seine Größe anbelangt, dem linken Pericardabschnitte der oben angeführten Figuren. Wir gehen in der Serie nach vorn zu; zwischen Fig. 61 und 62 liegen fünf Schnitte, auf diesen verkleinert sich der Umfang des betreffenden Pericardteiles mehr und mehr und erreicht schließlich in Fig. 62 das Bild dieses schmalen Zipfels, dessen Seitenwände einander so nahe gebracht sind und auf dessen nach vorn zu liegenden Boden man von oben sieht. In Fig. 63, dem direkt folgenden Schnitte dieser Serie, sieht man auch die Seitenwände nicht mehr, sondern der Schnitt geht durch die Ebene dieses Bodens des Zipfels, welcher hier natürlich solid erscheint und schließlich auf dem nächstfolgenden, nicht abgebildeten Schnitte völlig geschwunden ist, so daß wir von jetzt ab nur noch den nach vorn weit ausgedehnten rechten Pericardabschnitt, der auch schon auf den abgebildeten Schnitten sich nach oben anschließt (*P*), vor uns haben.

Was speziell die Gonade dieser Fig. 61—63 anbetrifft, ist nur weniges zu sagen. In Fig. 61 ist sie gerade in ihrer periphersten, am weitesten nach hinten liegenden Partie ihrer Wurzel angeschnitten, in Fig. 62 treffen wir ihren im Pericard entspringenden Anfangsteil, der in innigster Verbindung mit dem noch angeschnittenen proximalen Nierenabschnitt steht. Fig. 63 endlich zeigt nochmals die Wurzel der Gonade, die die vorderste Lage einnimmt; ihr distales

Ende ist ihrer gewundenen Gestalt wegen nicht getroffen, es reicht bis in die Spitze des Eingeweidesackes und ist noch solid. Die Gonade ist genau in ihrem Verlauf auf die rudimentäre Niere gerichtet, und bildet mit ihr zusammenhängend einen Bogen, welcher um die Körperwand der hier befindlichen ersten Windung des Eingeweidesackes herum verläuft, und dessen mittlerer Teil — Übergang von Niere und Gonade — nach vorn gerichtet ist. Doch ist bei dieser Verbindung von Gonade und Niere vorläufig noch jener periphere Teil der Niere beteiligt, den wir auf jüngeren Stadien kennen gelernt haben. Das Nephrostom kommuniziert mit dem Pericard und ist um fünf 6 μ dicke Schnitte von der Gonadenwurzel entfernt, welche zwischen Fig. 61 und 62 liegen.

Modellfig. 68 zeigt Größe und Lage der Gonade sowie ihre Beziehung zu Pericard und rudimentärer Niere. Wir blicken von hinten auf die vordere Wand, den Boden, des linken Pericardabschnittes, die Gonadenwurzel liegt am weitesten nach vorn, zwischen ihr und dem Nephrostom der rudimentären Niere liegen hier nur noch drei Schnitte nach hinten zu. Das blind endende (siehe auch Modellfig. 70) ursprünglich linke Mantelhöhlenhorn ist durchschnitten und man blickt daher in sein Lumen hinein; es beginnt sich schon mehr von der eigentlichen Mantelhöhle abzusetzen.

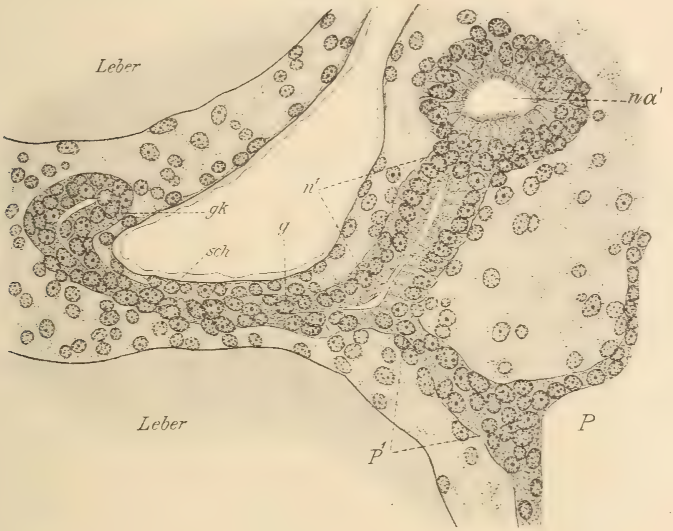
Von diesem Stadium ab beginnt für die Entwicklung des Urogenitalsystems ein höchst bedeutungsvoller Prozeß, welcher mit der Mündung der Gonade in das Nephrostom der rudimentären Niere vollendet ist. Dieser Vorgang spielt sich in Embryonen ab, welche ungefähr dem in der Textfig. 17, S. 458 als Übersichtsbild gegebenen entsprechen. Eingeleitet wird der Prozeß durch ein energisches Wachstum des ursprünglich linken Hornes der Mantelhöhle — siehe auch Textfig. 19, S. 463 —, das sich mehr und mehr zu einem selbständigen röhrenartigen Kanal von weniger weitem Lumen gestaltet. Auch die rudimentäre Niere nimmt in hohem Maße an diesen Wachstumsvorgängen teil, sie streckt sich in die Länge, ihr distales Ende verbindet sich noch inniger mit dem Ende ihres späteren Ausführungskanals und ihr proximaler Teil mit der rudimentären Nierenspritze dringt durch das Längenwachstum des Organs weiter vor entlang der vorderen Wand des rudimentären linken Pericardzipfels, der Mitte der eng benachbarten hier liegenden Gonadenwurzel entgegen, um schließlich die direkte Fortsetzung von dieser zu bilden, indem der beschriebene von linker Niere und Gonade gebildete Bogen dadurch eine Abflachung erfahren hat. Außerdem wurde der in Frage stehende linke Pericardzipfel, aus dessen peripherſten Partien Gonade und linke Niere hervorgingen und deren nahes Zusammenliegen schon durch die große Enge dieser Region bedingt ist, durch die weiteren Wachstumsvorgänge und die Größenzunahme der Organe im Innern des Schneckenkörpers, insbesondere durch die bedeutende der Leber ständig mehr und mehr eingeengt und rudimentär, was die Erreichung dieses bemerkenswerten Zustandes wesentlich erleichtert; siehe die Fig. 35—37, Taf. XXIV.

Die rudimentäre Niere macht auf diese Weise, wenn ich diese mechanische Vorstellung walten lassen darf, gewissermaßen eine kleine Drehung durch, wobei ihre Mitte als fixierter Punkt, um welchen die Drehung stattfindet, anzusehen wäre, während ihr distales Ende durch die solide Verbindung mit dem zugehörigen, wachsenden Mantelhöhlenhorn etwas nach hinten geschoben wird und der proximale dem Pericard anstoßende Teil der Niere über diesen hinweg auswächst und dabei die geringe Wanderung nach vorn zu in der Richtung auf die Gonade hin ausführt (siehe Textfig. 19, S. 463). Der zurückgelegte Weg ist nur ein sehr kurzer, da die Entfernung des Nephrostoms von der Mitte der Gonadenwurzel nur etwa 15—20 μ betrug, und die Längenzunahme der rudimentären Niere während dieses Prozesses ist aus einem Vergleich der Fig. 36, 37, Taf. XXIV, Fig. 61, Taf. XXVI, Textfig. 20, S. 471 und den Modellfiguren 68, 69 und 70 zu ersehen. Es findet nunmehr eine völlige Verschmelzung dieser beiden Teile der Gonade und Niere statt, und diese bildet als schlankes Rohr die direkte Fortsetzung der Gonade, die unterdessen auch weitere Veränderungen erfährt, die wir nun betrachten wollen.

Das distale Ende der Gonade, welches bereits auf jungen Stadien (Fig. 17, Taf. XXIII, Fig. 58 u. 59, Taf. XXVI) schon an der ersten Ausbuchtung des Eingeweidesackes zugleich mit der Leber teilnahm und jeder Windung der Leberspitze folgte, erfährt zunächst durch rege Teilungsvorgänge und Auseinanderweichen der Zellen eine mehr oder weniger starke kolbige Auftreibung, die wir in der Modellfig. 68 in toto, und auf Fig. 38, Taf. XXIV im Schnitt vor uns sehen. Dieses Lumen in dem Gonadenkolben tritt zu einer Zeit auf, wo die rudimentäre Niere noch durch ihr Nephrostom mit dem Pericard in offener Verbindung steht, die definitive Verschmelzung zwischen linker Niere und Gonade also noch nicht erreicht ist. Der Embryo, welchem die Fig. 38, Taf. XXIV entnommen ist, ist etwas älter als der der Textfig. 17, S. 458 und entspricht demjenigen der

Textfig. 16, S. 456 und 20. Die kolbige Auftreibung der Gonade ist besonders umfangreich und ihr Durchmesser übertrifft bei weitem den der übrigen Geschlechtsdrüse, wenn wir es mit der Keimdrüse eines männlichen Tieres zu tun haben, während die weibliche Keimdrüse nur wenig an ihrer kolbigen Spitze im Vergleich zum übrigen Gonadenabschnitt verdickt erscheint.

In gleichem Maße wie nun das Auswachsen der rudimentären Niere und der Annäherungs- und Verschmelzungsprozeß ihres proximalen Anfangsteiles mit demjenigen der Gonade fortschreitet, gewinnt die Höhlung der Gonade an Ausdehnung, schreitet von dem distalen Ende derselben nach abwärts der Gonadenwurzel zu, bis schließlich nach völliger Verschmelzung das Lumen der nun in ganzer Ausdehnung hohlen Gonade mit dem der rudimentären Niere durch die rudimentäre Nierenspritze in Verbindung tritt. Diese Verhältnisse zeigt die hier beigegebene Textfig. 20, ein Schnitt, welcher der zum Aufbau des Modells 69, 70, 71 verwendeten Querschnittserie entstammt.



Textfig. 20.
Zwecks Orientierung siehe Fig. 37, Taf. XXIV, dem Querschnitt eines jüngeren Embryos als des hier in Frage stehenden. Buchstabenerklärung S. 510. Vergrößerung 356.

Die Lagebeziehung der Gonade zur Leber ist dieselbe geblieben, sie folgt ständig der Leber bis in ihre Spitze und hält sich stets auf der inneren Schalenwindung. Die Gonade wie auch ihr Lumen ist nicht in ganzer Ausdehnung getroffen, da sie sich vermöge ihrer gewundenen Form aus der Ebene des Schnittes herausbiegt. Die offene Verbindung der Gonade mit der rudimentären Niere durch ihr früheres Nephrostom ist gut zu sehen, die beträchtlich ausgewachsene Niere liegt in ihrer ganzen Ausdehnung vor Augen, ein Durchbruch in ihren Ausführungsgang, in dessen Wandung jetzt Wimpern aufzutreten beginnen, ist noch nicht erfolgt; der rudimentäre Pericardteil ist in seiner Decke durchschnitten, vom weiten rechten Pericardabschnitt sehen wir nach rechts einen Teil vor uns. Auf den nächsten Schnitten, die nicht abgebildet wurden, tritt uns dieser rudimentäre Pericardzipfel ähnlich der Fig. 62, Taf. XXVI entgegen, doch liegt die rudimentäre Niere mit ihrem früheren Nephrostom jetzt außerhalb des Pericardzipfels und ihm nur angelehnt, aber sonst doch noch verbunden, Verhältnisse, die wir an der Hand der Modellfiguren 69, 70, 71, die ja eine Rekonstruktion dieser Schnitte sind, leichter erkennen werden. Die Gonade selbst ist mehr spezialisierter geworden und durch eine schärfer hervortretende Begrenzung von der Umgebung gesondert, wie wir schon auf Fig. 38, Taf. XXIV konstatieren können.

Betrachten wir uns jetzt die beschriebenen Verhältnisse körperlich an den Modellfig. 69, 70, 71. Die Körper- und Schalenwand, — siehe zur Orientierung Fig. 37, Taf. XXIV, Textfig. 20, S. 471 und Modellfig. 68 —, welche auf Schnitten durch diese Gegend der ersten Windung des Eingeweidesackes jenen charakteristischen Einschnitt bildet, wurde hier der Einfachheit halber, und um eine stützende Achse zu bekommen, ohne den trennenden Hohlraum dargestellt und tritt uns daher als eine solide Spange entgegen; ihre am meisten nach innen liegende Partie kann als Columella angesehen werden. Die Lebergrenze — siehe Modell 68 und Textfig. 20 — wurde hier der leichteren Übersicht halber nicht dargestellt.

Modellfigur 69: Wir blicken von vorn gegen die Decke des linken Pericardabschnittes *p'*, der rechte weit ausgedehnte Pericardtheil *p*, welcher eigentlich allein nur noch den Herzbeutel des ausgewachsenen Tieres ausmacht, würde sich hier anschließen. Die rudimentäre Niere bildet in einem Bogen um die Körperwand *kw* der inneren Schalenwindung herum die direkte Fortsetzung der Gonade *g*; diese steigt der Spindelseite der Schale *schp* folgend, nach oben in die zweite Windung des Eingeweidesackes hinüber und endet mit einer kolbenförmigen Auftreibung *gk*. Durch die Kompression der Keimdrüse an dieser Stelle beim Übertritt in die zweite Windung ist beim geschlechtsreifen, männlichen Tiere die Einteilung in einen vorderen und hinteren Hodenabschnitt bedingt. In das Lumen des quergetroffenen ursprünglich linken Nierenausführganges na^1 sehen wir von oben hinein.

Modellfigur 70 und 71: Dasselbe Modell von der entgegengesetzten Seite betrachtet. Die Gonade weist die besprochenen Verhältnisse auf, desgleichen die ursprünglich linke Niere; von ihrem Ausführgang sehen wir jetzt das blinde Ende. Wichtig ist der Blick in den rudimentären Pericardabschnitt, dessen Seitenwände im Gegensatz zu denen der Modellfig. 68 allseitig glatt und geschlossen sind und keine Verbindung zur rudimentären Niere durch ein Nephrostom aufzuweisen vermögen. Die Figuren bestätigen das in dieser Hinsicht bereits Gesagte. Der eigentliche Herzbeutel, welcher dem ursprünglich rechten Abschnitt des Pericards entspricht, beginnt bei *p*.

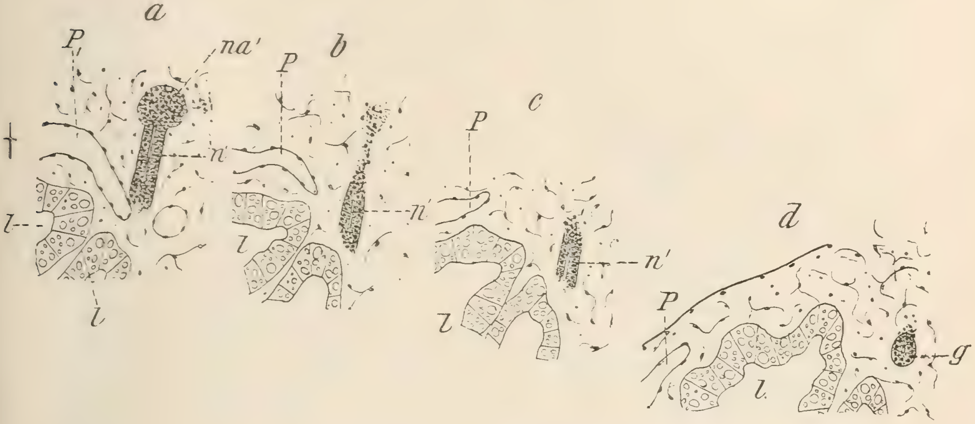
Meine Ergebnisse betreffs Einmündung der Gonade in die linke Niere stehen im Widerspruch zu den Angaben J. M. DRUMMONDS, mit deren Resultaten ich, abgesehen von der von dieser Autorin zu spät angenommenen Anlage der Gonade, im übrigen in Einklang stehe. Nach DRUMMOND erfolgt die Verbindung der Gonade mit der rudimentären Niere durch einen kurzen, verdickten Streifen des Pericardialepithels, welcher sich zwischen beiden Organen befindet und sehr bald nicht mehr von der Gonade zu unterscheiden ist. Er soll sich späterhin aushöhlen und die Kommunikation der ebenfalls ausgehöhlten Gonade mit der ursprünglich linken Niere dicht an der Renopericardialöffnung herstellen. Auf diese »cölomische Verbindung« legt DRUMMOND großen Wert, wie ihre theoretischen Auseinandersetzungen bekunden. Autorin spricht sich aber über das Fortbestehen oder Verschwinden der Renopericardialöffnung sehr unbestimmt aus. In den untersuchten und abgebildeten Embryonen ist diese Öffnung vorhanden und »das enge Zusammenliegen der Renopericardial- und Renogonadialöffnung« auf dem in ihrer Fig. 6 gegebenen Rekonstruktionsbilde klar und deutlich zum Ausdruck gebracht. Doch sagt DRUMMOND: »häufiger scheint die Renopericardialöffnung geschlossen zu sein, aber es ist schwer anzugeben, welches der Normalzustand ist, denn die Öffnung ist klein und kann sich leicht während der Konservierung künstlich schließen«. Ebenso scheint Autorin sich über die Verhältnisse dieser Pericardialverbindung doch nicht völlig klar geworden zu sein, denn sie sagt hierüber an andrer Stelle (S. 104): »Die Gonade ist längere Zeit solid und mit der Niere verbunden durch eine Verdickung der Pericardialwand an der linken

Seite. In einem späteren Stadium wird die Gonade hohl und ihr Lumen tritt mit dem der ursprünglich linken Niere in Verbindung, wahrscheinlich durch die Pericardialverdickung, welche ebenfalls ausgehöhlt sein muß.«

Ich habe mich durch ein eingehendes Studium gerade dieser für die Geschlechtsorganbildung wichtigsten Stadien, denen ich die größte Bedeutung beimesse, an der Hand zahlreicher Schnittserien und vor allem durch Anfertigen verschiedener Wachsmodelle davon überzeugt, daß die Renopericardialverbindung nicht bestehen bleibt, sondern daß die Gonade selbst und direkt durch jene, also in den proximalen Anfangsteil der Niere ohne jede Vermittlung einmündet. Dieses Ergebnis wurde gerade durch das Studium noch älterer Embryonen betreffs der weiteren Ausbildung der Geschlechtsorgane bis zu ihrer definitiven Gestaltung völlig sichergestellt und jeden Zweifels enthoben. Ich war in der Lage, späterhin sowohl noch die Grenze dieses unscheinbaren ursprünglich linken Pericardzipfels, als auch durch die Lagerung der linken Niere im Verhältnis zu dem Rudiment dieses Pericardteiles und der mit ihr verschmolzenen Gonade festzustellen, daß in der Tat die rudimentäre linke Niere in ihrem vollen Umfange, von ihrem proximalsten Ende an, in den Geschlechtsapparat eingeschaltet ist und als Teil des Geschlechtskanals funktioniert; sie ist noch bei relativ alten Tieren durch ihre besondere, namentlich bei Hämatoxylinanwendung, dunkler hervortretende Färbung ohne weiteres zu umgrenzen.

In der hier nebenstehenden Textfig. 21 *a—d* füge ich vier aufeinanderfolgende Sagittalschnitte bei. Dieselben entstammen einem älteren Embryo derselben Serie, der die Nierenbilder Fig. 30 u. 31, Taf. XXIV entnommen sind, und zeigen klar die besprochene Isolierung der rudimentären Niere vom Pericard und die weite Trennung zwischen Pericard und der Einmündungsstelle der Gonade in jene durch das frühere Nephrostom. Der Durchbruch der rudimentären Niere in ihren Ausführungsgang ist auch hier noch nicht erfolgt.

Die von J. M. Drummond abgebildeten Stadien, in denen die noch vorhandene Renopericardialöffnung erhalten ist, entsprechen eben noch jüngeren Entwicklungsstufen, auf denen die vollständige Verschmelzung und die Einmündung der Gonade in die Niere noch nicht eingetreten ist. Und der von dieser Autorin beschriebene, jene Organe verbindende Zellstrang des Pericardepithels gehört teilweise der Gonade, von der er, wie Drummond selbst angibt, nicht zu unterscheiden ist, teilweise der linken Niere an, und ist, wie aus meinen diesbezüglichen Abbildungen klar hervorgeht, von vornherein vorhanden, da beide Organe von ihrer ersten Anlage an fast ohne Grenze ineinander übergehen und auch diese innige Aneinanderlagerung durch die folgenden Wachstumsvorgänge keine Beeinträchtigung erfahren hat. Die Abbildung Drummonds, Fig. 5, entspricht im ganzen meiner Modellfig. 68; die Renopericardialverbindung ist noch vorhanden, eine Mündung der Gonade in die Niere aber noch nicht eingetreten. Diese Fig. 5 entstammt demselben Embryo, welchem der von ihr in toto abgebildete Querschnitt der Fig. 17 entnommen ist. Dieser zeigt dieselben Verhältnisse wie meine Fig. 37, Taf. XXIV (die nur wenig älter als die Modellfig. 68 ist), abgesehen davon, daß jener Schnitt nur wenig mehr nach vorn durch den Embryo dieses Altersstadiums gelegt wurde und die Gonadenwurzel und die angeschnittene Decke des linken Pericardzipfels zeigt, Verhältnisse, die wir auf der Fig. 63 auf Taf. XXVI vor uns sehen. Am wenigsten können ihre Fig. 7 u. 8, zwei aufeinanderfolgende Schnitte derjenigen Serie, aus welcher die Rekonstruktion Fig. 6 gewonnen wurde, eine Stütze für die von Drummond angenommene Art der Einmündung der Gonade in die Niere liefern. Sie zeigen beide die rudimentäre Niere in Verbindung mit dem Ausführgang und mit dem Pericard durch das Nephrostom, enthalten aber nicht die geringste Beweiskraft dafür, daß die Gonade, die, wie Fig. 9 auch zeigt, in ihrem kolbenförmigen Ende bereits ausgehöhlt ist, mit ihrem Lumen, das schon in ihrer ganzen Ausdehnung aufgetreten sein soll, in die linke Niere einmündet, in der Art wie es die Zeichnung der Fig. 6 zum Ausdruck bringt.



Textfig. 21 *a—d*. Vergrößerung 150.

Wie aus meinen vorhergehenden Ausführungen sich zeigt, ist die Gonade auf diesem Stadium, wo die Renopericardialöffnung noch vorhanden ist, zwar schon in ihrem distalen Ende, aber noch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung hohl, sie kann hier noch nicht in die rudimentäre Niere einmünden, und diese hier noch nicht »das proximale Ende der Gonade« bilden.

Im übrigen ist eine Erklärung für das »häufige Verschlossensein« der Renopericardialöffnung in der von J. M. Drummond angegebenen Art eine doch recht gezwungene. Meiner Ansicht nach kann bei den uns zu Gebote stehenden modernen Untersuchungsmethoden eine solche, doch immerhin noch wahrnehmbare Öffnung, wenn sie wirklich vorhanden ist, nicht unserm Blick entzogen werden.

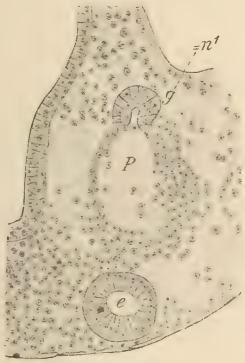
Die v. Erlangerschen[1] Ergebnisse über Ursprung und Entwicklung der Genitalanlage sind verfehlt, wie auch bereits J. M. Drummond in richtiger Weise betont hat. Dieser Autor sieht die im Schnitt verschieden getroffene linke rudimentäre Niere als die Anlage der Genitaldrüse und ihr enges, quergetroffenes Lumen als »Genitalbläschen« an, welches sich vom Pericard losgelöst haben und dem von der Mantelhöhle aus neugebildeten Geschlechtsausführgang entgegenwachsen soll. Die erste Anlage der Gonade nimmt v. Erlanger auf einem Stadium an, welches der Textfig. 9, S. 445 entspricht; er beschreibt sie als eine Ausstülpung der Herzbeutelwand in der ursprünglich linken Hälfte des Pericards, »und zwar ungefähr da, wo sich die rudimentäre linke Niere zurückgebildet hat. Ebenso entsteht auch die Anlage des Ausführganges an der Stelle, wo der rudimentäre Ausführgang der linken Niere sich befand, und scheint einfach aus diesem hervorzugehen«. Weiterhin sagt v. Erlanger: »Sehr bald schnürt sich die Anlage der Geschlechtsdrüse von der Herzbeutelwand ab und bildet dann ein rundes Bläschen, dessen Lumen sehr eng ist; gleichzeitig rückt sie dem Geschlechtsgang immer näher. Sie streckt sich dann allmählich in die Länge, während der Geschlechtsgang mittlerweile etwa bis zur dreifachen Länge ausgewachsen ist.«

Bilder, die v. Erlanger in Fig. 8, 9 u. 10 auf Taf. XXXIII gibt, und welche diese Verhältnisse zeigen sollen, erhält man bei schlecht orientierter Schnittführung; je nachdem nun die verschieden alte, linke Niere längs, quer oder schräg getroffen wird, erscheint sie als Ausstülpung, oder als rundes Bläschen, oder in die Länge gestreckt, und je nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wurde, liegt sie dem Ausführgange entfernter oder näher. Ich habe selbst solche Schnitte unter meinen Präparaten gefunden und füge in untenstehenden Textfig. 22 u. 23 zwei solcher Schnitte bei, welche genau dieselben Verhältnisse zeigen, als die v. Erlanger hierüber gegebenen Figuren.

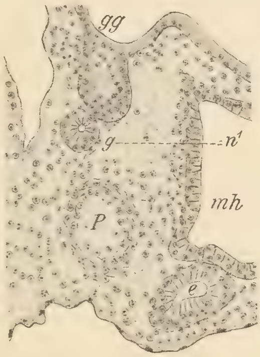
---

[1] R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Teil II. Morphol. Jahrb. XVII, 3. 1891.

Wie aber v. Erlanger von einer Rückbildung und einem Verschwinden der linken Niere und ihres Ausführganges sprechen konnte, ist allerdings schwer zu verstehen, da sich doch auf jedem Stadium beide Nieren, die rechte sowohl wie die linke, nebst ihren späteren Ausführgängen, von ihrer ersten Anlage an nachweisen lassen, und die Nieren mit ihren Ausführgängen stets in Verbindung geblieben sind, was in dem Abschnitt über die linke rudimentäre Niere S. 464 bereits des näheren besprochen wurde.



Textfig. 22.



Textfig 23.

g entspricht hier n^1. Fig. 22 entspricht der v. Erlangerschen Fig. 8, die Fig. 23 der Fig. 9 und meine Textfig. 19, S. 463 der Fig. 10 auf der Taf. XXXIII.

Dagegen hat v. Erlanger die weitere Entwicklung der Geschlechtswege bis auf wenige und geringe Einzelpunkte richtig erkannt, und haben dieselben durch meine Untersuchungen ihre Bestätigung gefunden. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß v. Erlanger auf Grund seiner Untersuchungen der spätesten Stadien der Geschlechtsorganentwicklung bestimmt wurde, die Lage der Keimdrüse in die Region der linken rudimentären Niere zu verlegen, und diese selbst als solche anzusehen, da er die wirkliche Gonade übersah.

Die durchgehende Verbindung der rudimentären Niere mit ihrem Ausführgange erfolgt ganz bedeutend spät und zugleich beginnt sich die Keimdrüse in Ovarium und Hoden zu differenzieren, während die Gestaltung der Geschlechtsausführwege jenen Prozessen vorauseilt.

A. Die Ausbildung des weiblichen und männlichen Geschlechtsapparates.

Die im Vordergrund stehenden Veränderungen betreffen die Ausführwege der Geschlechtsprodukte, die wir nun betrachten wollen, und zwar zunächst die des **weiblichen Apparates.**

Der aus dem linken Zipfel der Mantelhöhle hervorgegangene Ausführgang der rudimentären Niere funktioniert späterhin wie sie selbst als Ausführweg der Geschlechtsprodukte, wir bezeichnen ihn jetzt schlechtweg als Geschlechtsgang (*gg*). Er wächst bedeutend in die Länge und erfährt durch diese Verlängerung und Dehnung etliche Knickungen, die beibehalten werden und seine Einteilung in die verschiedenen Abschnitte des ausgewachsenen Geschlechtsapparates erkennen lassen. Anfänge derselben findet man schon bei Embryonen, bei denen die Renopericardialverbindung noch vorhanden ist, wie auch auf dem in Fig. 6 von J. M. DRUMMOND gegebenen Rekonstruktionsbild zu sehen ist. Die Eiweißdrüse, welche sehr spät zur Entwicklung gelangt, bildet sich aus dem blinden Ende des rudimentären Nierenausführganges, welches an der Einmündung der Niere gelegen ist. In den hier auftretenden Ausstülpungen haben wir, wie auch v. ERLANGER beschreibt, die künftigen Drüsenschläuche der Eiweißdrüse vor uns. Auch diese Verhältnisse habe ich durch Anfertigen verschiedener Rekonstruktionsbilder und Herstellung von Wachsmodellen sichergestellt. Zu der Rekonstruktion der Modellfigur 72 diente ein freilebendes junges Tier, welches bereits vor einem halben Jahre künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen wurde. Wir blicken auf die Innenfläche eines Teiles der Körperwand, die auf der Spindelseite des Tieres gelegen ist. Der in seiner ganzen Länge geschlängelte Geschlechtsgang verhält sich in seinen Knickungen bereits wie derjenige des geschlechtsreifen Weibchens. Die Eiweißdrüse (*ew*) wird angelegt, die ersten schlauchförmigen Ausstülpungen treten auf. Während v. ERLANGER für dieses Stadium das Keimdrüsenepithel noch als vollkommen undifferenziert beschreibt, weist das junge Ovar dieses Tieres schon eine deutliche Differenzierung auf; neben zahlreichen Follikelzellen sieht man bereits in großer Anzahl die umfangreichen Kerne der Oogonien scharf hervortreten, viele Kernteilungsfiguren und eine gut abgesetzte Tunica propria ergänzen das Bild.

Das Ovar sehen wir in Modellfigur 72 bei *ov*, es reicht bis *Pz*, welches ein Stück des in Frage kommenden rudimentären Pericardzipfels darstellen soll, und mündet hier in die ursprünglich linke Niere (N^1), die ihrerseits bei x in ihren Ausführgang mündet, welcher an dieser Stelle eine Ausweitung zeigt, die ich übrigens bei noch drei weiteren hieraufhin rekonstruierten Tieren dieses Alters vorfand, und dessen blindes, früher kurzes Ende sich in die Länge gedehnt hat und unter Bildung von Ausstülpungen die Eiweißdrüse aus sich hervorgehen läßt. Der übrige Teil des Geschlechtsganges läßt die drei charakteristischen Knickungen erkennen; er zerfällt in 1) Oviduct (*od*) — in einen auf- und absteigenden Schenkel —, 2) das Receptaculum seminis (*Rs*) und 3) den Uterus mit der Vagina. Die Grenze zwischen 2 und 3 ist schwach durch die beginnende dritte Einknickung angegeben; vom Uterus wurde nur der kurze Anfangsteil (*u*) dargestellt. Die Biegung an dieser Stelle wird schließlich so stark, daß das Receptaculum seminis nur als das umgeschlagene proximale Ende des Uterus angesehen wird.

Die Anatomie der Geschlechtsorgane ist von LEYDIG[1] und BAUDELOT[2] eingehend beschrieben worden. Abbildungen hierüber finden wir, außer in den angeführten Arbeiten, in BRONNS Klassen und Ordnungen, *Malacozoa* 3. Taf. LXXXVIII, wie auch v. ERLANGER seiner Abhandlung die Bilder BAUDELOTS im Holzschnitt beigefügt, und sich bei der Beschreibung der Geschlechtsorgane an die Ausführungen jenes Forschers gehalten hat. Ich habe mich von der Richtigkeit der Beobachtungen dieser Autoren überzeugt und kann nichts Wesentliches hinzufügen.

Die Beschreibung des weiblichen Genitalsystems in M. v. BRUNNS Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*[3] sprach mich besonders an und gebe ich dieselbe im Wortlaut wieder, da sie, wie die Abbildungen einiger von mir gegebenen Schnitte zeigen, direkt auch das Ergebnis meiner Untersuchungen in Worte kleiden und aufs beste bestätigen. v. BRUNN schreibt: »Die weiblichen Geschlechtsorgane beginnen mit einer zapfenförmigen, muskulösen Vagina, welche sich zu dem langen, schlauchförmigen, an der Decke der Atemhöhle verlaufenden Uterus erweitert, dessen letzter, nach unten umgeschlagener Teil die sog. Samentasche (Receptaculum seminis) ist. In diese mündet der

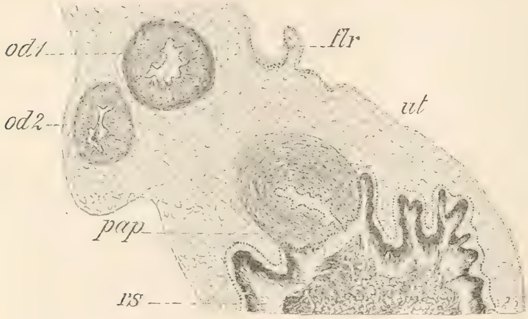
---

[1] FR. LEYDIG, Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.

[2] M. BAUDELOT, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes. Ann. Scienc. nat. Zool. 4. Sér. XIX. 1863.

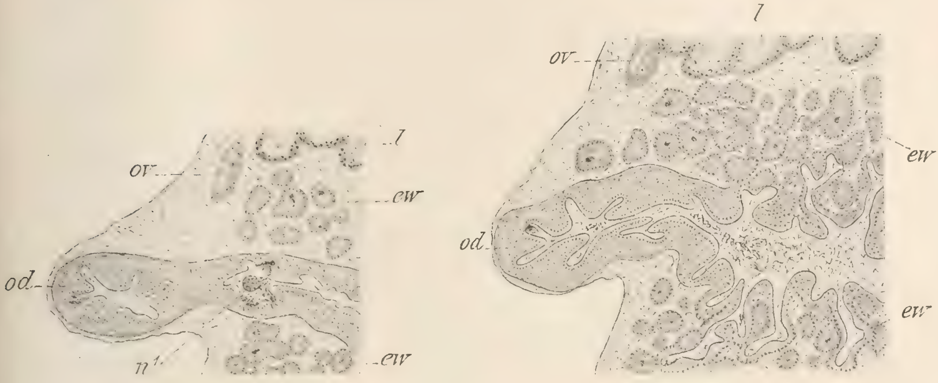
[3] Arch. f. mikr. Anat. 1884. Bd. XXIII.

Oviduct auf einer kleinen, stark muskulösen Papille. Er stellt einen engen, von drüsigem Wimperepithel ausgekleideten, mit ziemlich dichten Wülsten und Ringleisten versehenen Kanal dar, welcher nach längerem Verlaufe in den äußeren, erweiterten Teil einer voluminösen Eiweißdrüse eintritt und von da aus sich direkt in das ebenfalls röhrenförmige, dünne Ovarium fortsetzt. Die in diesem auffallend gering entwickelten Organe entstandenen, reich mit Dotter ausgerüsteten Eikeime treten also zunächst in die an der betreffenden Stelle etwas modifizierte Eiweißdrüse ein und gelangen darauf in den Oviduct. Auf diesem Wege erhalten sie nun ihre definitive Ausstattung; sie werden teils schon in der Eiweißdrüse, teils wohl auch erst im Oviduct mit einer reichen Eiweißhülle versehen, welche schon im vordersten Teile des letzteren von einer dichten, strukturlosen Haut umschlossen wird. — In dieser Verfassung tritt das Ei nun erst durch die enge Mündung des Oviducts in das Receptaculum seminis und damit in den Uterus ein. Durch die sehr starke Ringmuskulatur der Papille wird die Eihaut, sobald die Hauptmasse des Eies ausgetreten ist, eng zusammengeschnürt, und ihr letztes Ende zieht sich zu einem langen, fest zusammengedrehten, dünnen Faden aus«; die Eihaut wird nach Ansicht des Verfassers von dem wimpernden Drüsenepithel des Oviducts geliefert. Meine Textfig. 24 zeigt die Mündung des stark muskulösen Endabschnittes des Oviducts *od1* auf der oben beschriebenen Papille (*pap*). Der zweite Teil des Oviducts *od2* ist weniger muskulös, aber drüsenzellenreicher; der Oviduct trägt in seiner ganzen Ausdehnung Wimpern. Auf der rechten Seite der Figur erblicken wir auch ein Stück Uteruswand (*ut*) mit der auf der Spindelseite verlaufenden Flimmerrinne (*flr*); im Receptaculum seminis (*rs*) finden wir große Mengen von Spermatozoen, seine Wand zeigt einen dichten Belag derselben.



Textfig. 24. Vergrößerung 28.

Die Einmündung des Oviducts in das erweiterte Lumen der Eiweißdrüse haben wir in Textfig. 26 vor uns, von diesem Sammelbecken aus setzen sich nach allen Richtungen des Raumes sich verästelnde Abzweigungen fort, die die Kanäle und Follikel der Eiweißdrüse bilden. Das Wimperepithel des Oviducts setzt sich auf Lumen und Follikel der Eiweißdrüse fort. Bemerkenswerte Verhältnisse führen uns die Textfig. 25 und die Fig. 39 und 40 auf Taf. XXIV vor Augen. Das Ovar reicht dicht bis an die Eiweißdrüse heran, seine Verbindung mit dem relativ weiten Oviduct wird durch einen kurzen und sehr engen Kanal gebildet, welcher in eine an der Übergangsstelle des Oviducts in die Eiweißdrüse gelegene Erweiterung desselben einmündet, Fig. 40, Taf. XXIV und Textfig. 25 bei n^1. Dieser kurze Anfangsteil des Eileiters ist im Gegensatz zum eigentlichen Oviduct und zur Eiweißdrüse ohne Wimpern, und in ihm haben wir die einstige rudimentäre linke Niere vor uns, wie uns ein Blick auf die Modellfig. 72 belehren wird; die Einmündungsstelle liegt ungefähr bei x.



Textfig. 25 u. 26. Vergrößerung 28.

An dieser Stelle füge ich meine Beobachtungen über das Eindringen der Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtsapparat bei, welche sich mit denen v. Brunns völlig decken. Dieser sagt: »Unter diesen tatsächlichen Verhältnissen muß nun der Zutritt der Samenkörper zum Ei vor dem Austritt desselben in das Receptaculum seminis geschehen, in diesem selbst ist es nicht mehr möglich. In der Tat findet man haarförmige Spermatozoen (nie wurmförmige) sowohl im Oviduct als in der Eiweißdrüse vor, und besonders zahlreich in den größeren Erweiterungen desjenigen Teiles der Eiweißdrüse, durch welche die Eier ihren Weg nehmen. Hier liegen sie zuweilen in zahlreichen dichten Bündeln sehr regelmäßig aneinandergefügt; man findet sie auf Schnitten selbst in sehr entfernten Follikeln der

Eiweißdrüse (siehe meine Fig. 39 u. 40, Taf. XXVI und Textfig. 25 u. 26, S. 481). Nur die haarförmigen Spermien können ihren Weg durch die enge Mündung des Oviductes fortsetzen und wandern, unterstützt durch die lebhafte Flimmerung dieses Organs, in großen Mengen bis in die Eiweißdrüse hinein. Dort an der Übergangsstelle des Ovariums in den Oviduct treffen sie mit den Eiern zusammen und werden mit diesen von Eiweiß umhüllt. — Der Samen wird in großen dichten Mengen in den Uterus eingeführt, und zwar in eine auf der Spindelseite desselben verlaufende, stark flimmernde Rinne.«

Die oben angeführten Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV und die Textfiguren 24, 25 u. 26 bestätigen das Gesagte. Auch ich konnte wurmförmige Spermatozoen nie im Oviduct oder der Eiweißdrüse nachweisen, während sie mit den haarförmigen zusammen im Receptaculum seminis in ungeheuren Massen meist zusammengeknäuelt zu finden sind. Der Grund für das Nichtweitervordringen der wurmförmigen Spermatozoen ist jedenfalls nicht nur in der Anatomie des Oviducts zu suchen, sondern die Ursache liegt auch vielleicht in den Spermatozoen selbst, vielleicht in einer verminderten Lebensenergie und frühem Erlahmen derselben. Die Flimmerbewegung des Oviducts, die zur Beförderung der Eier dienend dem Vordringen der Spermatozoen entgegenläuft, setzt wohl den bedeutend größeren wurmförmigen Spermatozoen mit ihrer wenig energischen Bewegung einen erheblichen Widerstand entgegen, während sie für die haarförmigen Spermien wegen ihrer Kleinheit kein Hindernis bilden kann. Diese sind besonders zahlreich auch an den Wandungen des Receptaculum seminis vertreten, Textfig. 24, S. 480, man sieht sie hier mit ihren Köpfen im Epithel der Wand — ganz dasselbe Bild bietet auch die Eiweißdrüse und Teile des Oviducts, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV, Textfig. 24, 25 u. 26 — gleich eingedrungenen Pfeilen, sie bilden so einen dichten Wandbelag in Reihen geordnet; die Schwänze teilweise miteinander verklebt, ragen ähnlich Fahnen in das Lumen hinein. Sie dringen nicht nur bis an die Mündungsstelle jenes kurzen und engen Anfangsteiles des Eileiters vor, an dessen erweiterter Partie sie angehäuft liegen, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV u. Textfig. 25, S. 481, sondern ich fand sie vereinzelt sogar öfters in jenem wimperlosen Verbindungskanal bis dicht vor das Ovarium vorgedrungen, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV. — Zuweilen kann man innerhalb Kokons neben dem Embryo auch zahlreiche haarförmige Spermatozoen vorfinden, die seinerzeit mit Ei und Eiweiß zugleich umschlossen wurden. Wird der Embryo älter und macht Schling- und Schluckbewegungen, so gelangen sie zuweilen mit dem umgebenden Eiweiß in den Verdauungskanal des Embryos; so fand ich unter meinen Sagittalschnitten auch ein Präparat eines dem Alter der Fig. 25, Taf. XXIII entsprechenden Embryos, dessen Oesophagus zahlreiche haarförmige Spermatozoen enthält.

Über die Bedeutung der doppelten Form der Samenkörper möchte ich einiges Wenige an dieser Stelle hinzufügen. M. v. BRUNN sagt hierüber: »Die wurmförmigen Spermien spielen keine Rolle bei der Befruchtung; sie sind als unter der Einwirkung einer gewissen weiblichen Tendenz im Hoden entstandene Gebilde aufzufassen.« Ich schließe mich auf Grund obiger Beobachtungen dieser Ansicht an. Im Gegensatz hierzu hat sich neuerdings MEVES[1] über diesen Punkt, wie folgt, geäußert: die oligopyrenen = wurmförmigen Spermien gelangen auch »vielleicht nur zu bestimmten Zeiten und unter besonderen Umständen« zur Befruchtung. Wahrscheinlich »beträgt die Potenz der oligopyrenen Spermien in bezug auf die Vererbung nur einen Bruchteil der Vererbungspotenz der eupyrenen (= haarförmigen)«. Durch eine Befruchtung mit ihnen würden also Organismen mit überwiegend mütterlichen Eigenschaften entstehen; sie sollen in erster Linie das Ei zur Teilung anregen. —

Diese Einwirkung einer weiblichen Tendenz im Hoden findet man nach v. BRUNNS Angaben auch bei Batrachiern, Amphipoden, Isopoden und Phalangiden. Bei letzteren hatte ich Gelegenheit, mich selbst über die Richtigkeit dieses Vorkommens zu überzeugen, indem vom Keimepithel des Hodens auch ganz typische Eier gebildet wurden[2]. Die Stellung der Prosobranchier mitten unter einer durchweg hermaphroditischen Verwandtschaft überrascht nicht, wenn gerade bei ihnen sich ein Anklang an die zwittrige Natur in den Geschlechtsorganen vorfindet. Weiterhin die histologischen Verhältnisse des Hodens und der Zwitterdrüse, die Bildung beiderlei Geschlechtsstoffe usw. Von den Prosobranchiern selbst sind hermaphroditisch: *Valvata*, *Marsenina*, *Oncidiopsis*, *Odostomia*, *Entoconcha* (?), wie gelegentlich auch *Patella* und *Acmaea*-Arten unter den Diotocardiern (siehe A. LANG, Vergl. Anat. Mollusca, 1900, S. 363).

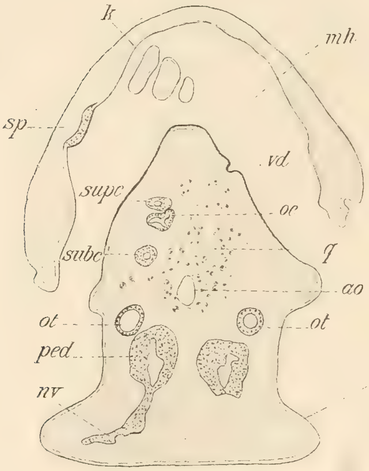
Die Vorderkiemen waren zweifellos Zwitter, sie sind es noch vielfach, wenn man es auch der Protandrie wegen meist übersehen hat.

---

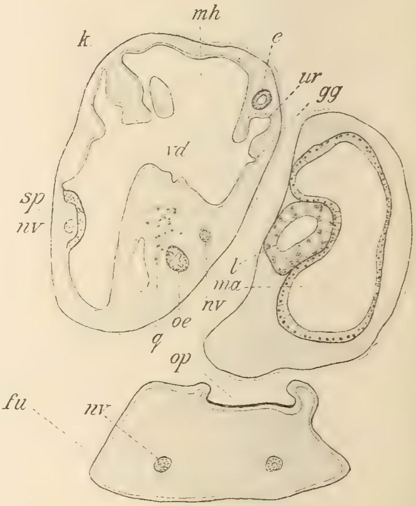
[1] FR. MEVES, Haarförmige (eupyrene) und wurmförmige (oligopyrene) Spermien von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. T. VIII.

[2] Siehe H. BOESENBERG, Zoolog. Jahrb. Abt. für Morph. Bd. XXI, 3. Taf. XXXIII, Fig. 28. 1905.

Die Ausbildung des **männlichen Geschlechtsapparates** eilt derjenigen des weiblichen Apparates etwas voraus, wenigstens ist man viel früher — schon bei einem Embryo des ungefähr der Textfig. 17, S. 458, entsprechenden Alters — in der Lage, mit Sicherheit das Männchen zu erkennen. Wie schon auf S. 471 erwähnt wurde, zeigt der Gonadenkolben mit seinem Lumen einen bedeutend verbreiterteren Umfang als die Keimdrüse des werdenden Weibchens. Das Hauptcharakteristikum aber für die Erkennung des männlichen Organismus ist die weitere Ausbildung des Geschlechtskanals, welcher insofern eine Komplikation aufweist, als außer dem primären, aus dem Nierenausführungsgang hervorgegangenen Leitungsweg, noch ein sekundärer, weit längerer Abschnitt hinzukommt, der zum Penis hinleitet. Die Anlage dieses Teiles des Vas deferens tritt uns auf Textfig. 27 und 28 (obenstehend) als eine Rinne am Boden der Mantelhöhle entgegen. Sie erstreckt sich nach vorn bis in die Gegend der Otolithen, siehe Textfig. 27, schnürt sich zu einem unter der Rückenhaut verlaufenden Rohr ab und wächst von hier, auf der rechten Seite befindlich, selbständig bis in die Spitze des rechten Tentakels weiter vor, während es im Hintergrunde der Mantelhöhle im Bogen herum verlaufend, bis an die Mündung des primären Geschlechtsganges reicht und die Verbindung mit diesem anstrebt.



Textfig. 27.



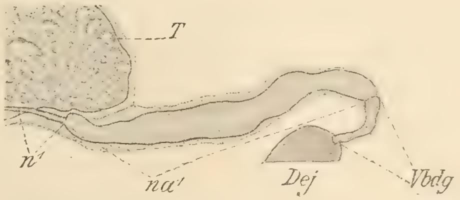
Textfig. 28.

Querschnitte durch einen Embryo des ungefähr der Textfig. 17, S. 458 entsprechenden Alters (Niere wie Fig. 27, Taf. XXIII). Vergrößerung 50.

Diese ist erst dann völlig erreicht, wenn bereits der im Kopfteil des Tieres liegende Abschnitt des Vas deferens bis in die Spitze des rechten Tentakels vorgedrungen ist und hier den Penis entstehen läßt. Diese auf der Kuppe des rechten Fühlers gelegene Mündung des Vas deferens setzt sich in eine seitliche proximalwärts verlaufende und tiefe, aber nicht nach außen geschlossene Rille der Tentakelhaut fort, in welcher wir die Anlage der Penistasche zu erblicken haben.

»Bei andern Prosobranchiern bleibt diese Samenrinne zeitlebens als solche erhalten und setzt sich von der in der Mantelhöhle gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung bis an die Spitze des Penis fort. Wir sehen also hier in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des sekundären Ureters der Pulmonaten bleibende Zustände als aufeinanderfolgende der Ontogenie auftreten« (Korschelt-Heider, 3. Heft, 1893, S. 1085).

Dieser unter der Rückenhaut des Tieres verlaufende Abschnitt des Vas deferens ist schon auf jüngeren Stadien charakterisiert durch umgebende, namentlich rings verlaufende Muskelfasern, die vermöge ihrer dunklen Färbung ein leichtes Auffinden ermöglichen. Er wird zu dem stark muskulösen und umfangreichen Ductus ejaculatorius. Die einzelnen, den gesamten Geschlechtsausführgang des Männchens zusammensetzenden Teile sind bei reifen Tieren noch deutlich zu erkennen. Ein Blick auf die Abbildung Baudelots und auf die von mir in Textfig. 29 gegebene gibt über diese Verhältnisse Aufschluß. In der Textfig. 29 wurde nur ein Teil des Hodens und des Vas deferens dargestellt. Der vom Hoden (*T*) beginnende englumige und kurze Abschnitt wird durch die rudimentäre linke Niere (n^1) gebildet, er ist ohne Wimpern — wie auch im weiblichen Genitalsystem — im Gegensatz zu dem dann folgenden früheren Nierenausführgang (na^1); auch ist das blinde Ende des Geschlechtsganges bei der Einmündung der rudimentären Niere in ihn zu sehen, aus dem, wie wir sahen, beim weiblichen Tiere die Eiweißdrüse hervorgeht. Auf den früheren Nierenausführungsgang folgt sodann ein bogenförmiger kurzer und weniger umfangreicher Abschnitt von engerem Lumen (*Vbdg*), welcher das Verbindungsstück im hinteren Abschnitt der Mantelhöhle zu dem unter der Rückenhaut



Textfig. 29. Geringe Vergrößerung.

nach vorn verlaufenden stark muskulösen Ductus ejaculatorius (*Dej*) darstellt. In dem Präparat der Textfig. 29 haben wir einen Längsschnitt mittels Rasiermessers durch diese Region des Hodens vor uns, während der Geschlechtsgang in toto erhalten ist. Dieser enthält zahlreiche Quer- und Längswülste, seine Zellen sind drüsenartig ausgebildet und tragen Wimpern, Verhältnisse, die auch an geeigneten Sagittal- und Querschnittserien festgestellt wurden.

B. Homologisierung der Ausführwege beider Geschlechtsarten und der genetische Gewebecharakter der einzelnen Teile.

Ein dem männlichen sekundären Leitungsapparat entsprechender Teil ist beim Weibchen nicht vorhanden. Im übrigen zeigen männlicher und weiblicher Genitalapparat eine vollständige Homologie ihrer Hauptabschnitte.

Was den genetischen Gewebecharakter der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates anbetrifft, so muß hervorgehoben werden, daß der gesamte Leitungsapparat dem Ectoderm seine Entstehung direkt verdankt, mit Ausnahme des kurzen Anfangsteiles, der das Vas deferens bzw. den Oviduct mit der Keimdrüse verbindet, und welcher durch die rudimentäre linke Niere gebildet wird und somit wie die Keimdrüse aus der gemeinsamen Primitivanlage der »sonst mesodermalen Organe«, die wir auf S. 429 kennen lernten, hervorgeht.

Da v. Erlanger, wie oben ausgeführt wurde, die rudimentäre linke Niere als Gonade ansah und den wirklichen Ursprung der Keimdrüse völlig verfehlte, so mußte er betreffs der Mündung der Geschlechtsdrüse in ihren Ausführgang folgern, »daß bei beiden Geschlechtern ein wenn auch kurzes Stück der Leitungswege der Geschlechtsprodukte aus der Keimdrüsenanlage selbst hervorgeht«. Dieses kurze, die linke rudimentäre Niere darstellende Stück des Genitalkanals läßt sich noch bei geschlechtsreifen Tieren beiderlei Geschlechts ohne Schwierigkeit nachweisen.

II. Theoretische Betrachtungen.

1. Die Pericard- und Herzverhältnisse bei den Gastropoden.

Wir haben in den früheren Abschnitten gesehen, daß nach der Ansicht v. Erlangers die sekundäre Leibeshöhle bei *Paludina* durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstehen sollte. Diese Ausbuchtung der ventralen Darmwand bildete sich bereits auf einer sehr frühen

Entwicklungsstufe. Kurz nach vollendeter Gastrulation geht der Embryo durch Bildung des Velums in das trochophora-ähnliche Larvenstadium über, auf dem sich die erwähnte Entstehung des Cöloms vollziehen sollte. Der vom Urdarm sich abschnürende Cölomsack lag nach der Ansicht des Verfassers als eine nach vorn in zwei Zipfel auslaufende Blase zwischen Darm und Ectoderm und verdrängte durch nach allen Seiten hin stattfindendes Wachstum die gesamte Furchungshöhle. Die der äußeren Wand anliegende Cölomschicht würde in diesem Falle das parietale, die der Darmwand anliegende das viscerale Blatt des Mesoderms sein. Dieser Zustand sollte jedoch nicht lange erhalten bleiben, sondern das Cölom sollte sich auflösen, indem sich seine Zellen in Form eines Maschenwerkes in der Furchungshöhle verteilten, so daß es demnach nur zur vorübergehenden Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen sein würde. Von diesen in der Furchungshöhle regellos zerstreuten Mesodermzellen treten nun nach v. Erlanger, sobald am Embryo Mund und Schlund durch Einstülpung des Ectoderms dicht unterhalb des Velums im Entstehen begriffen sind, zwei unregelmäßige Zellhaufen im Hinterende des Embryos auf, in denen sehr bald ein Lumen auftritt. Diese beiden Mesodermanhäufungen wurden vom Verfasser als die Anlagen des »Pericardiums« gedeutet. Ob diese Deutung gerechtfertigt war, werden wir später erörtern. Jedenfalls war die Annahme v. Erlangers, daß man es auf Grund früherer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen und besonders der vergleichend-anatomischen Ergebnisse der Gastropoden in diesen beiden Mesodermsäckchen, die bald darauf durch Auflösung des Septums zu einem einheitlichen wurden, mit dem reduzierten Cölom zu tun habe, völlig verständlich. Etwas anders war natürlich die Auffassung, daß man mit dieser Anlage bereits das »Pericard« vor sich habe.

Verfasser fügt dann noch am Schluß seiner Besprechung über das Cölom von *Paludina* folgendes hinzu:

»Es ist mir bei *Paludina* nicht geglückt, den unmittelbaren Übergang des Cöloms in das Pericard nachzuweisen, weil ja die ganze sekundäre Leibeshöhle sehr früh von den Spindelzellen des Mesoderms vollkommen unregelmäßig durchsetzt wird, jedoch bildet sich die Anlage des Herzbeutels zwischen den zwei Mesodermschichten, von denen die eine die Innenfläche des Ectoderms, die andre die äußere Fläche des Darmes bekleidet. Es fragt sich daher, ob der Herzbeutel der ganzen sekundären Leibeshöhle, welche dann bedeutend reduziert wäre, oder nur einem Teile derselben entspricht, so daß dann der Rest des Cöloms mit der primären Leibeshöhle oder Furchungshöhle zusammenfallen würde. Ich neige nun zu der zweiten Ansicht und glaube, daß das Cölom nur teilweise als solches im Herzbeutel persistiert, während der weitaus größere Teil desselben durch die ihn durchwachsenden Spindelzellen undeutlich gemacht wird und daher sich mit der primären Leibeshöhle deckt.«

Zu dieser Auffassung konnte v. Erlanger nur auf Grund seiner Vermutung gelangen, daß das Cölom, als Urdarmdivertikel entstehend, die Furchungshöhle, wenn auch nur für kurze Zeit, völlig verdrängen würde. Unsre Untersuchung ergab jedoch das bereits früher festgestellte Resultat, welches dieser Auffassung v. Erlangers völlig den Boden entzieht. Die Bildung der mittleren Schicht findet bei *Paludina vivipara* weder durch Auftreten von Urmesodermzellen noch durch Bildung eines von der Urdarmwand sich ausstülpenden Cölomsackes statt, sondern erfolgt kurz nach Ausbildung der Gastrula durch Auswanderung von Ectodermzellen an einer beschränkten Stelle der ventralen Wand des Embryos, welche der Verschlußstelle des Blastoporus entspricht. Die auf diese Weise sich bildende einheitliche, ventrale Mesodermmasse, die den »Mesodermstreifen« der Autoren entspricht, löst sich kurze Zeit nach ihrer Bildung von vorn nach hinten vollständig auf, ohne daß es auch nur vorübergehend zur Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre (im vollständigen Gegensatz zu v. Erlangers Auffassung).

Nachdem der Embryo sein Trochophorastadium durchlaufen und die typischen Molluskencharaktere wie Fuß- und Schalendrüse zur Entwicklung gebracht hat, beginnt die Anlage der Organe des sog. mittleren Blattes. Der Embryo hat durch ein, wenn auch geringes Wachstum der hinteren Körperpartie, eine beinahe wurmförmige Gestalt angenommen, wenn auch an der Ventralseite der ziemlich stark entwickelte Fuß vorspringt. Am Vorderende liegt der Mund, und am Hinterende genau in der Mittellinie, also noch vollständig symmetrisch, der After. Der Darm zieht als geradegestrecktes Rohr durch die primäre Leibeshöhle, deren Inneres von Mesenchymzellen durchsetzt ist. Auf diesem Stadium lassen sich im Hinterende des Embryos zwei Zellenanhäufungen in der Leibeshöhle unterscheiden. Sie liegen der Ectodermwand dicht an und entstehen, wie wir nachgewiesen haben, aus dieser durch Zellauswanderung. Es wiederholt sich also bei der Anlage dieser beiden Zellhäufchen derselbe Prozeß der Zellauswanderung aus dem Ectoderm wie bei der Anlage des übrigen Mesoderms. Es ist auch in diesem Falle die der Verschlußstelle des Blastoporus entsprechende ventrale Ectodermschicht, die eine Organanlage liefert, welche in der weiteren Embryonalentwicklung von großer Bedeutung werden wird. Aus ihr entsteht das Pericard, das Herz, die Niere und das Genitalorgan. Nach dieser Art der Entstehung ist es begreiflich, wenn man von einer ectodermalen Entstehung gesprochen hat, um so mehr als auch das übrige Zellenmaterial der mittleren Schicht, das sog. Mesenchym, aus dem Ectoderm und an der gleichen Stelle, wo sich jetzt die übrigen Organe, welche aus demselben entstehen, anlegen, so daß nach einer solchen Auffassung die gesamte Zellenschicht, welche zwischen das äußere und innere Blatt zu liegen kommt, dem Ectoderm entstammte, wie dies vor Jahren bereits von P. Sarasin (71) für *Bythinia* vertreten wurde.

Nach v. Erlangers Darstellung soll sich das ganze Epithel des Urdarmdivertikels kurz nach dessen Bildung auflösen, so daß nur noch ein Mesenchym vorhanden wäre, aus dem dann zwei Zellenhaufen, die sog. Pericardialbläschen entstehen sollen. Folglich würden die Bläschen nicht aus dem Rest des Cölomsackes hervorgehen, sondern es würde ein mesenchymatöses Stadium dazwischen liegen. Wie wenig diese Auffassung zutrifft, geht aus unsrer ganzen Untersuchung klar hervor.

In den beiden beschriebenen Zellhaufen tritt sekundär eine Höhlung auf, welche sich beim Wachstum der beiden Bläschen stark vergrößert. Wie in der Anlage bereits der rechts vom Enddarm gelegene Zellenhaufen der größere war, so übertrifft auch sein Lumen das des linken Säckchens. Dagegen scheint die Wandung des letzteren in den meisten Fällen dicker, und die Aneinanderlagerung der Zellen eine dichtere zu sein. Schließlich kommt es durch dieses Größenwachstum zu einer Berührung der Bläschenwände unterhalb des Darmes, wodurch der Eindruck eines ventralen Mesenteriums hervorgerufen wird. Die Wände der beiden Bläschen werden beim Wachstum derselben stark verdünnt, so daß ihr Epithel plattenförmig wird. Trotzdem bleibt ihre Abgrenzung gegen die primäre Leibeshöhle des Embryos eine vollkommene. Die beiden sich berührenden Wände der Bläschen verschmelzen weiterhin miteinander, so daß ein ventrales Septum zur Ausbildung kommt. Der rechte Cölomsack zeigt die Tendenz den Darm zu umwachsen, und ein Querschnitt durch dieses Stadium erinnert, wenn der Vergleich gezogen werden darf, lebhaft an einen Querschnitt durch einen Anneliden, wenn wir von dem Fehlen des Bauchmarkes und der Gefäße absehen. Die beiden Bläschen lassen noch ein weiteres interessantes Verhalten erkennen, indem in jedem an der ventralen Wand eine Verdickung des Epithels bemerkbar ist. Diese beiden Verdickungen sind die Anlagen der Nieren, von denen jedoch nur die rechte zur definitiven Ausbildung kommt, während die linke als Niere rückgebildet und bei der Ausbildung des Geschlechtsausführganges mit verwendet wird. Zwei Einbuchtungen der Mantelhöhle wachsen diesen Nierenanlagen entgegen, eine definitive rechte, welche sich weiter vertieft und schließlich mit der Niere in Verbindung tritt, und eine kleinere linke, die den Endabschnitt des Genitalausführungsganges liefert, welche als Manteleinbuchtung erhalten bleibt.

Die Anlage zweier Nieren, welche bekanntlich bei ursprünglichen Prosobranchiern, bei den Diotocardiern *Haliotis*, *Patella*, *Fissurella* usw. zur definitiven Ausbildung kommt, weist uns darauf hin, daß wir in der Organogenese von *Paludina* im Vergleich zu den Verhältnissen der Pulmonaten recht ursprüngliche Verhältnisse vor uns haben. Damit stimmt die Anlage des Cöloms in Gestalt zweier Säckchen überein. *Paludina* scheint daher, wenn wir annehmen, daß sie als Süßwasserform in ihrer Entwicklung eine rückgebildete Form darstellt, in andrer Beziehung einen ursprünglichen Modus der Entwicklung bewahrt zu haben. Die Veranlassung dazu könnte in der intrauterinen Entwicklung, mit dem Verlust des Nahrungsdotters verbunden, gesucht werden.

Die beiden Cölomsäcke mit ihren Nierenanlagen gehen jetzt ihrer definitiven Bestimmung entgegen, indem sich aus ihnen die bleibende Niere, Pericard mit Herz und das Geschlechtsorgan differenzieren.

Die Entstehung der Genitalorgane erfolgt bei *Paludina* bedeutend frühzeitiger als bei andern daraufhin untersuchten Gastropoden. Velum und Urniere sind noch vorhanden. Letztere steht sogar auf der Höhe ihrer Ausbildung, wenn die dorsale Wand des Cöloms eine kleine Verdickung erkennen läßt. Diese Wucherung ist die Anlage der Keimdrüse.

Durch diese bereits von v. Erlanger infolge einer Verwechslung mit der linken Nierenanlage angegebene, aber erst im Vorstehenden wirklich begründete Beobachtung, daß die Keimdrüse aus dem Pericardium entsteht, wird bestätigt, daß tatsächlich das Pericardium der Gastropoden als sekundäre Leibeshöhle aufzufassen ist. Daß damit die Geschlechtsdrüse dasselbe Verhältnis zeigt wie die Geschlechtsorgane der Anneliden zum Peritoneum des Cöloms, braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden.

Bestätigen nach dieser Richtung hin die embryologischen Resultate die vergleichend-anatomischen, so konnte anderseits die Entstehung des Cöloms aus einer ectodermalen Wucherungszone nicht günstig für die cölomatische Natur dieser Zellenhäufchen sprechen. In den letzten Jahren sind in dieser Beziehung die Pericard- und Herzbildung verschiedener Gastropoden und auch Lamellibranchiaten (MEISENHEIMER, PÖTZSCH) daraufhin eingehender untersucht worden, und wir wollen sehen, ob die aufgefundenen neuen Tatsachen tatsächlich der Auffassung im Wege stehen, in dem Herzbeutel und der Gonadenhöhle der Mollusken eine reduzierte Leibeshöhle, welche dem echten Cölom der Anneliden entspricht, zu sehen.

Bei den fünf Mollusken, von denen wir eingehender die Entwicklung von Pericard und Herz kennen, nämlich bei *Paludina, Limax, Planorbis, Dreissensia* und *Cyclas*, entstehen diese Organe zusammen mit der Niere und den Geschlechtszellen aus einer einheitlichen Anlage, welche in Form einer Wucherung aus dem äußeren Keimblatt entsteht. Es handelt sich nun vorerst um die Frage, als was wir genetisch diese Wucherung aufzufassen haben. Ist sie trotz ihrer ectodermalen Entstehung mit einem echten Cölom zu vergleichen, oder ist sie als eine Primitivanlage von Organen aufzufassen, welche ihre direkte Entstehung aus dem Ectoderm nehmen würden, wie es z. B. bei der Bildung des Nervensystens usw. der Fall ist.

Wir müssen auf Grund des ganzen späteren Verhaltens dieser Wucherung und weiterhin mit Rücksicht auf die vergleichend-anatomischen Tatsachen an der Auffassung festhalten, daß diese Zellenhäufchen trotz ihrer ectodermalen Entstehung das Cölom der Mollusken repräsentieren. Bei *Paludina* und *Cyclas* ist die Anlage paarig, während sie bei *Limax* und *Dreissensia* unpaar ist. Fragen wir, welches der ursprünglichere Modus ist, so hat uns eine neuere Untersuchung an *Planorbis* (PÖTZSCH) darüber eine Aufklärung gegeben[1]. Obwohl es sich hier um einen Pulmonaten, d. h. also um eine abgeleitete Form handelt, so ist die erste Anlage der Zellenhäufchen eine paarige, jedoch wird der eine Zellkomplex sehr bald rückgebildet, so daß aus der paarigen Anlage eine unpaare wird. Die Verhältnisse von *Paludina* dürfen wir ihrer ganzen Stellung nach als ursprünglicher ansehen. Gehen wir aus diesem Grunde von *Paludina* aus, so müssen wir uns die Frage vorlegen, ob bei ihr tatsächlich Pericard, Herz usw. direkt aus dem Ectoderm entstehen. Wir müssen also fragen, ob wir die Berechtigung haben, die von v. Erlanger eingeführte Bezeichnung »Pericardialbläschen« für die beiden, ventral unter dem Darm entstehenden Zellsäckchen zu gebrauchen. Wie ihre weitere Differenzierung zeigt, geht aus ihnen aber durchaus nicht nur der Herzbeutel hervor, wie man der Bezeichnung nach erwarten sollte, sondern es bilden sich aus dieser Anlage außerdem noch die Nieren, die Genitalorgane und das Herz. Wir dürfen aus diesem Grunde eigentlich die beiden Säckchen, aus denen noch derartig wichtige Organsysteme hervorgehen, nicht als Pericardium bezeichnen[1]. Zweifellos sind diese beiden Gebilde Cölomsäcke, wie bereits von Tönniges in seiner früheren diesbezüglichen Mitteilung hervorgehoben wurde. Schon auf Grund ihrer soeben erwähnten Funktionen müssen wir die beiden Zellsäckchen als sekundäre Leibeshöhle bezeichnen.

---

[1] Es sei in dieser Beziehung ganz besonders auch auf die von PÖTZSCH gegebenen Ausführungen verwiesen.

Daß die Mesodermelemente, in denen das Cölom entsteht, durch solide Wucherung aus dem Ectoderm gebildet werden, ist durchaus kein Grund gegen diese Annahme (siehe die betreffenden Ausführungen von Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage). Ziegler gibt als wichtigstes Merkmal der sekundären Leibeshöhle an, daß sie von einem Epithel begrenzt sei und durch offene Kanäle nach außen münde, und weiterhin, daß sie stets eine excretorische Funktion besitze. Beides trifft für die sog. Pericardialbläschen von *Paludina* zu. Sie sind von einem Epithel begrenzt, welches durch die Anlage von zwei Nieren eine excretorische Funktion erhält. Die nach außen führenden Kanäle sind die beiden Nierenausführungsgänge. Von einer Anlage des Herzens ist vorläufig nichts zu bemerken, sondern wir haben, wie gesagt, zwei Cölomsäckchen vor uns. Erst nach Verschmelzung der beiden Bläschen, und nachdem in ihnen nach Auflösung des Septums ein einheitlicher Hohlraum entstanden ist, macht sich auf der Dorsalseite des Cölomsackes eine Rinne bzw. Einfaltung der Wand bemerkbar, aus der das Herz hervorgeht. Den unter dieser Rinne liegenden Sack können wir vorläufig nicht als Pericardium ansehen, da erstens die in der Nähe des Herzschlauches liegenden Epithelien diesen umwachsen müssen, bevor man von einem Pericard sprechen kann, und zweitens sich aus dem Cölomsack die bleibende Niere und die Geschlechtszellen abschnüren müssen. Folgerichtig entstehen also nacheinander zuerst die Niere, dann das Herz, und schließlich durch Umhüllung desselben das Pericard.

---

[1] Wenn wir trotzdem diese Bezeichnung bislang beibehalten haben, so geschah es einesteils aus dem Grunde, die Übersichtlichkeit der Arbeit und ihren Zusammenhang mit dem ersten Teil nicht zu stören, andernteils den Vergleich mit andern Arbeiten, in denen die v. Erlangerschen Bezeichnungen Verwendung gefunden haben, zu erleichtern.

Wie verhalten sich nun betreffs dieser Verhältnisse die übrigen Gastropoden und Lamellibranchiaten zu *Paludina*! Bislang nahm dieser Prosobranchier gegenüber den andern Formen eine Ausnahmestellung ein, indem bei ihr zuerst das Pericard und dann erst die Niere gebildet werden sollte, während bei allen andern, daraufhin untersuchten Formen zuerst die Niere zur Anlage kam. Nach meinen Ausführungen ist dieses auch für *Paludina* der Fall, so daß sie aus ihrer Ausnahmestellung heraustritt und sich den andern Formen anschließt. Bei *Planorbis* und *Limax* erscheint ebenfalls die Niere zuerst, gleichfalls bei den beiden Lamellibranchiaten *Dreissensia* und *Cyclas*, wenn auch bei letzterer Form ein außergewöhnlich frühes Auftreten der Genitalzellen festgestellt wurde (Meisenheimer), so entsteht auf alle Fälle die Niere vor der Herz-Pericardbildung.

Wir müssen noch kurz die Cölomanlage bezüglich ihrer Lage ins Auge fassen. Bei *Paludina* sind die Anlagen paarig und liegen unterhalb des Darmes. Ursprünglich solide Zellhäufchen, höhlen sie sich bald aus und ihr Lumen vergrößert sich so stark, daß die Bläschen die Tendenz zeigen, den Darm zu umwachsen. Ein Querschnitt durch dieses Stadium erinnert lebhaft an einen Querschnitt durch einen Anneliden, wenn man von dem Fehlen des Bauchmarkes und der Gefäße absieht. So spricht diese ganze Anlage sehr für die Auffassung als sekundäre Leibeshöhle.

Bei *Planorbis* ist die Anlage anfangs, wie wir gesehen haben, auch noch paarig, wird dann aber unpaar, indem sich der rechte Zellhaufen auflöst. Es ist also noch der Versuch gemacht, eine paarige Anlage zu bilden.

Bei dem von dem Urtypus der hier in Betracht gezogenen Gastropoden am weitesten abstehenden Pulmonaten *Limax* ist die Anlage asymmetrisch. Dennoch müssen wir sie gewiß auf paarige Cölomsäcke zurückführen. Bei *Limax* ist der das Cölom repräsentierende Zellhaufen ohne größeres Lumen, obwohl eine kleine Höhlung auch hier nachzuweisen ist (Meisenheimer, *Limax*, II, Fig. 93—96, Taf. XXXV). Jedoch ist dieser Mangel für die Auffassung als Rest der sekundären

Leibeshöhle von keiner größeren Bedeutung, da auch andre Organanlagen dieses Pulmonaten, wie z. B. die Niere, Lumina von nur geringer Größe aufweisen. Sämtliche diesbezügliche Organe haben durch ihre gedrängte Lagerung zwischen Schalendrüse, Eiweißsack und Lungenhöhle zu wenig Raum, als daß sich in ihnen größere Hohlräume bilden könnten. Höchstwahrscheinlich infolge dieses Raummangels kann bei der Bildung der Niere aus der primitiven Cölomanlage keine Ausstülpung wie bei *Paludina* usw., sondern nur eine kompakte Wucherung der Zellen in der Richtung zwischen Schalendrüse und Eiweißsack stattfinden. Die Zellen dieser Wucherung, der künftigen Niere, haben von vornherein das Bestreben, sich epithelial anzuordnen und bilden dann auch sehr bald ein Bläschen, wenn auch mit sehr geringem Lumen. Nachdem auf diese Weise die Sonderung der Niere, welche sich im Prinzip nicht von der bei *Paludina* unterscheidet, stattgefunden hat, sind in dem cölomatischen Zellenrest oder Herz-Pericardanlage nach Meisenheimer noch diese beiden Organe und höchst wahrscheinlich auch noch die Geschlechtsorgane enthalten.

Cölomanlage	*Paludina* Paarig. Symmetrisch	*Planorbis* Angedeutete paarige, symmetrische Anlage	*Limax* Unpaar. Asymmetrisch	*Dreissensia* Unpaar. Symmetrisch	*Cyclas* Paarig. Symmetrisch
Zeitliche Sonderung der Organe.	1) Niere.	1) Niere.	1) Niere.	1) Niere.	1) Ausnahmsweise frühzeitige Sonderung der Genitalzellen.
	2) Herz und Pericard.	2) Herz und Pericard.	2) Herz und Pericard.	2) Herz und Pericard.	2) Niere.
	3) Genitalzellen.	3) Genitalzellen?	3) Genitalzellen?	3) Genitalzellen.	3) Herz und Pericard.

Meisenheimer (48) hat in seiner Arbeit über »Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken« ein Schema über die zeitliche Sonderung dieser Organe für einige Mollusken aufgestellt, welches durch Pötzsch in seiner Abhandlung »Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*« noch um diese Form erweitert worden ist. Nach unsern Untersuchungen über *Paludina* hat sich dieses Schema einheitlicher gestaltet, so daß wir es oben angefügt haben.

2. Die Nieren- und Gonadenverhältnisse bei Gastropoden.

Über die Homologie der Nephridien schreibt Simroth in Bronns Klassen und Ordnungen, III, *Mollusca*, 1902, folgendes: Die

Tatsache, daß die linke Niere bei den meisten Rhipidoglossen kleiner ist als die rechte, und dazu des Renopericardialganges entbehrte, brachte Haller zu der Ansicht, das ein Nephridium der höheren Vorderkiemer entspräche der rechten Niere der Diotocardier. Er sucht durch Konstruktionen die Verschiebung des Nierenporus und die Verlagerung des ganzen Organs plausibel zu machen. Doch teilt man seine Anschauung nicht mehr. R. Perrier hat gefolgert, die eine Niere der Monotocardier sei durch die Verschmelzung der beiden ursprünglichen Organe zustande gekommen; dabei entspräche das Epithel in den Säckchen und Nischen der Nephridialdrüse der linken Niere. Am meisten Anklang hat indes die dritte Theorie gefunden, die von v. Erlanger ontogenetisch gestützt wird. Danach ist einfach die bleibende Niere die linke, die rechte ist verloren gegangen. Man muß eben zur Vergleichung der fertigen Verhältnisse mehr von *Pleurotomaria* ausgehen als von *Haliotis* etwa. Die rechte Niere soll zum Geschlechtsgang geworden sein. Es bleibt indes nicht ausgeschlossen, daß ein Rest der rechten Niere sich bei einer Anzahl von Arten in der Analdrüse erhalten hat. Freilich würde der Hinblick auf die Cephalopoden störend sein, denn man will doch den Tintenbeutel mit der Analdrüse homologisieren, bei doppelten Nieren!

Diese Theorie, daß die tätige Niere der Monotocardier also der linken der Diotocardier entspricht, hat durch die Untersuchungen J. M. Drummonds und durch die meinigen neue Stützen gefunden, indem dieselben ergaben, daß bei *Paludina vivipara* eine völlige Drehung der Organe von links nach rechts um 180° im Laufe der Entwicklung stattfindet, und daß also die ausgewachsene, die secretorische Funktion ausführende linke Niere auf der rechten Seite des Embryos angelegt wird, aber während ihres Bildungsganges auf die definitive linke Seite hinüberwandert. Und weiterhin auch besonders, daß die rechte, ursprünglich linke, Niere gar nicht verloren gegangen ist, sondern in rudimentärer Form weiter besteht und ihre Aufgabe, die Geschlechtsprodukte zu leiten, nach wie vor erfüllt. Da sie von der eigentlichen Nierenfunktion entbunden ist, und diese lediglich der definitiven linken Niere zuerteilt wurde, und somit nur noch ihre Bestimmung als Geschlechtskanal auszuführen hat, durchläuft sie nicht den ganzen Bildungsgang wie die später funktionierende linke Niere, sondern bleibt auf einem frühen, ihrer jetzigen alleinigen Aufgabe am meisten zweckentsprechenden, röhrenförmigen Entwicklungsstadium stehen. Sie bewahrt also die als ursprünglichste Art der Nephridien anzusehende Form, die als einfache Schläuche aufzufassen sind, die vom Pericard nach außen laufend, mehr oder weniger erweitert sind (Ausgangspunkt, Prorhipidoglossum). Zur Erreichung dieses Stadiums führen solche Arten über, wo die rechte Niere auch außerdem noch Nierenfunktion vollzieht, wie z. B. bei *Haliotis* und andern, und wir finden stets, wie auch wieder die neuesten Arbeiten auf vergleichend-anatomischem Gebiete in dieser Hinsicht zeigen, daß die definitive rechte Niere sich durch die ganze Reihe der Prosobranchier hindurch als Genitalkanal erhalten hat. Auch Lang schreibt bereits in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, *Mollusca*, S. 374: »Seither haben die Befunde, speziell die embryologischen, zugunsten jener Auffassung entschieden, die in dem einzigen Nephridium der Monotocardier das linke der Diotocardier erblickt, ... eine wohlbegründete Annahme, für die sich auch direkte Beweise ergeben, insofern bei *Paludina* tatsächlich die ursprüngliche (vor der Torsion) linke Niere zum Teil sich als Geschlechtsweg erhält;« und weiterhin: »daß die neueren Angaben sich darin einigen, daß bei allen Diotocardiern, ausgenommen die Neritaceen, die Geschlechtsprodukte durch die Niere, und zwar ausschließlich die rechte, entleert werden«.

Wir wollen jetzt zusammenfassend uns einen Überblick über diese Verhältnisse verschaffen. Nach v. Erlanger werden die Genitalprodukte bei *Trochus*, *Turbo*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Emarginula*, *Puncturella*, *Patella* und *Tectura* durch die rechte Niere entleert. »Die einzige Niere der Prosobranchier entspricht der definitiven linken (vor der Torsion rechten); die rechte ist vollständig verschwunden oder bildet Teile der Geschlechtsgänge.« Diese Ansicht vertritt auch Pelseneer. Die einzige Niere der *Pectinibranchia* und *Euthyneura* entspricht der linken der *Aspidobranchia*. Die Ansicht von Haller, daß die Niere der höheren Gastropoden der rechten der binephridialen Formen, ebenso die von Perrier, daß sie den verschmolzenen beiden Nieren von *Patella* homolog sei, werden zurückgewiesen. Nur bei den *Aspidobranchia* mit sekundär flacher, abgeplatteter Schale ist die linke Niere rudimentär und ohne Pericardialöffnung, bei den spiraligen (*Trochus*, *Scisurella*), die den Pectinibranchiern offenbar näher stehen, ist sie wohl ausgebildet und in Verbindung mit dem Pericard.

Von den Zeugobranchiern (Rhipidoglossen) wurden bei *Haliotis* von Perrier, Haller, Totzauer und Fleure, bei *Parmophorus* von Tobler, bei *Fissurella* und *Emarginula* von Pelseneer und Perrier und bei *Pleurotomaria* von Woodward festgestellt, daß die Gonade in die rechte Niere mündet. *Haliotis* hat rechts und links vom

Pericard zwei Nieren mit getrennten Mündungen. Der Gonadengang mündet in die excretorische rechte Niere (»le véritable organe urinaire« PERRIERS), während die rudimentäre linke zu einem lymphatischen Organ geworden ist (FLEURE); sie steht durch einen Renopericardialgang mit dem Pericard in Verbindung. Der Ausführungskanal der rechten Niere dient zugleich als Leitungsweg für die in sie entleerten Geschlechtsprodukte. Die rechte Niere steht ebenso wie die linke durch einen Trichtergang mit dem Pericard in Verbindung; er mündet durch Vermittlung des Geschlechtsganges in die Niere (TOTZAUER). Die Gonade besitzt einen eignen Geschlechtsgang, der in etwas schräger Lage über die Nierenhöhle gegen den Ausführungskanal der rechten Niere zieht, zuerst mit dem Renopericardialgang der rechten Niere kommuniziert und mit diesem in den Ausführungskanal an dessen Ursprungsstelle aus dem Sammelbecken der Niere mündet. Außerdem besteht noch eine zweite Verbindung zwischen dem Geschlechtsgang und der rechten Niere; sie befindet sich vor der erwähnten Kommunikation des Geschlechtsganges mit dem rechten Renopericardialgang (TOTZAUER). Die Nierenöffnung der Monotocardier entspricht der linken der Diotocardier. Die rechte Nierenöffnung wird zur Genitalöffnung. Die rechte und linke Nierenöffnung der Diotocardier haben zueinander dieselbe Lage wie die Genital- und Excretionsöffnung der Monotocardier, nur die Lage dieser Öffnungen zum Rectum wechselt. Sie wandern auf die rechte Seite des Tieres. Damit und mit der Degeneration der linken Niere geht das Verschwinden der rechten Niere Hand in Hand (FLEURE).

Ähnlich beschreibt TOBLER diese Verhältnisse bei *Parmophorus intermedius*; der Nierentrichter der großen allein funktionsfähigen rechten Niere — die linke Niere ist ein kleines Säckchen mit Öffnung, ohne Verbindung mit dem Pericard — mündet im hinteren rechten Zipfel des Pericards. Der Renopericardialgang öffnet sich in den Geschlechtsgang; dieser steht noch an einer Stelle mit der Niere in offener Verbindung, und es finden sich die Geschlechtsprodukte auch in der Niere. Nahe der äußeren Öffnung nimmt der Nierenausführgang den Geschlechtsgang auf, beide sind zum größten Teil von Nierenepithel ausgekleidet. Der ganze Geschlechtsgang entsteht wohl durch Umbildung eines Teiles der Niere.

Die eben beschriebenen Beziehungen zwischen Pericard, rechter Niere und Gonade sind bei *Haliotis* die gleichen, wie sie von IHERING und PELSENEER für die Fissurelliden und Trochiden nachgewiesen sind. Bei *Pleurotomaria* fand WOODWARD die rechte Niere ohne Verbindung mit dem Pericard; sie öffnet sich durch einen drüsigen Gang nach außen. In sie mündet dicht an der Stelle des Ausführganges die Gonade. Bei *Trochus* (Azygobranchier) besitzt nach PELSENEER ebenfalls die rechte Niere keinen Pericardialgang, die Geschlechtsdrüse mündet in sie durch eine permanente Öffnung auf der Spitze einer in die Nierenhöhle hineinragenden Papille, während bei *Emarginula* sich die Geschlechtsdrüse in den Pericardialgang der rechten Niere öffnet. Nach PELSENEER existieren bei allen Rhipidoglossen (mit Ausnahme der *Neritacea*) zwei getrennte Nieren, von denen die rechte allein das Excretionsorgan ist. Die Geschlechtsdrüse hat nach außen keine eigne Mündung, sondern geht in den rechten Renopericardialgang oder in die rechte Niere.

Ähnlich lauten die Untersuchungen PERRIERS über Trochiden. Die Mündung des Ureters weit nach vorn wurde von HALLER irrtümlich für diejenige der Geschlechtsorgane gehalten. Ebenso bestätigt ROBERT, daß durch die rechte Niere bei *Trochus* die Eier in die Mantelhöhle entleert werden.

Die Untersuchungen über Docoglossen wurden an *Patella*, *Lottia* und *Acmaea* angestellt. PERRIER findet bei den Patelliden zwei Nieren rechts vom Pericard, nur die rechte mit diesem in Verbindung; wo zwei vorkommen, ist die linke immer rudimentärer als die rechte. Hieraus zieht er den trügerischen Schluß, »daß die letztere gewiß derjenigen bei den einnierigen Prosobranchiern entspricht«. Nach HALLER mündet bei *Lottia* in die rechte Niere von rechts vorn mit persistierender Öffnung die unmittelbar daran liegende Gonade. Der Nierensack ist durch den Renopericardialgang mit dem Pericard und durch eine sich in der rechten Nierenpapille in der Mantelhöhle öffnenden Kanal nach außen verbunden, der eine Art Ureter darstellt und zugleich die Geschlechtsprodukte nach außen befördert.

Bei *Acmaea fragilis* ist nach WILLCOX nur das linke, rechts liegende Nephridium erhalten geblieben. Die Nephridialpapille liegt rechts von der Enddarmpapille. Die Zwitterdrüse ragt mit einer Papille in das Nephridium hinein, die Geschlechtsprodukte gelangen durch das Nephridium und deren Papille nach außen. Was HALLER als Cölom beschreibt, ist teilweise die Niere. Nach HALLER sollen nämlich bei den Docoglossen die Geschlechtsprodukte durch Platzen der Gonadenwand in das Cölom, und von diesem durch die beständige Kommunikation in die rechte Niere gelangen. Die Verbindung zwischen Cölom und rechtem Nephridium wird insofern dann aufgehoben, als ein Teil des Cöloms zum Ansführwege der Gonade sich umformt und so die Geschlechtsdrüse vom übrigen Cölomraum sich völlig trennt.

Die Fissurelliden und Docoglossen sind nach Thiele jedenfalls von Formen herzuleiten, bei denen bereits ein starkes Übergewicht der rechten Niere vorhanden war, und daraus ist bei den ersteren eine fast völlige Rückbildung der linken Niere entstanden, während die rechte eine ungeheure Ausdehnung erhielt. Bei Docoglossen ist, wenigstens ursprünglich, die linke Niere noch weniger rudimentär, während die rechte gleichfalls sehr ausgedehnt ist. Während hier also die linke Niere zur Rückbildung hinneigt, tritt bei den monobranchen Rhipidoglossen, denen sich die höheren Gastropoden anschließen, der entgegengesetzte Fall ein: die linke Niere vergrößert sich und die rechte bildet sich zurück. Schon bei Trochiden rückt mit dem Rudimentärwerden der rechten Kieme der Enddarm nach rechts und gibt der linken Niere einen größeren Raum, als ihr bei *Haliotis* zustand, daher ist sie ganz bedeutend vergrößert, während die rechte eingeschränkt wird; nach Perrier nimmt auch die Blutmenge, welche die rechte Niere durchströmt, bei Trochiden bedeutend ab. Sehr wichtig ist nun, daß bei *Trochus cinerarius* an der linken Niere bereits eine deutliche Nephridialdrüse entwickelt ist, die derjenigen von *Littorina* und *Natica* recht ähnlich ist, so daß kaum an der Homologie mit dieser gezweifelt werden kann. Dadurch fällt ohne weiteres jene Hypothese Perriers, daß die rechte Niere der Zygobranchier der Niere, die linke der »Nephridialdrüse« einiger Taenioglossen entspreche. Daß bei *Haliotis* und Trochiden durch Papillen, dagegen bei den höheren Formen durch ein ziemlich verschieden entwickeltes Netzwerk von Falten eine Vergrößerung der secernierenden Oberfläche bewirkt wird, kann nicht als Grund gegen die Homologie gelten, denn wir sehen ganz dasselbe beim Kropfe, in welchem bei Zygobranchiern papillenförmige, bei Neritiden z. B. faltenförmige Vorsprünge zu finden sind. Die zunehmende Annäherung an die übrigen Eingeweide soll nach Thiele das Hauptmoment sein, das die Weiterentwicklung der linken Niere bedingt hat. Entspricht nun die linke Niere der Trochiden der einzigen der höheren Gastropoden, so muß vor allem das Schicksal der rechten Niere erforscht werden.

Thiele untersuchte daraufhin die Neritiden, da er von der Ansicht ausging, daß diese vermutlich von trochidenähnlichen Rhipidoglossen abstammen und daher vielleicht am ehesten Aufschluß über den Verbleib der rechten Niere geben könnten. Im ganzen hat sich diese Annahme als richtig herausgestellt, doch sind anderseits gerade bei Neritiden recht abweichende Verhältnisse aufgetreten, die bei andern Mollusken nicht wiederkehren. Es wurden daher von Thiele zu diesem Zwecke die Geschlechtsorgane von *Nerita*, *Navicella* und *Scutellina* untersucht. Er findet in Verbindung mit dem Eileiter einen Sack, dessen Lage und Beschaffenheit ihn bestimmt, denselben für ein Homologon der rechten Niere zu halten. Er fungiert als Receptaculum seminis, liegt an ganz derselben Stelle wie die rechte Niere der ältesten Gastropoden und zeigt wie diese zahlreiche größere und kleinere Fortsätze von unregelmäßiger Form, und ein stark pigmentiertes Epithel, so daß nur die geringe Größe und die veränderte Funktion die einzigen Unterschiede sind. Ein Homologon des Receptaculums fehlt dagegen dem männlichen Geschlecht völlig. »Daher spricht alles dafür, daß die rechte Niere der Trochiden bei den höheren Gastropoden zu einem Anhang des weiblichen Geschlechtsapparates, dem Receptaculum seminis, wird, also nicht sich zu einem Teile der Ausführwege umbildet, wie gelegentlich angenommen worden ist, dem männlichen Geschlecht dagegen völlig verloren geht. Ich behaupte nicht, daß alle Receptacula seminis bei höheren Gastropoden der rechten Niere von Trochiden homolog sind, weil jene wahrscheinlich untereinander nicht immer homolog sind, doch bedarf diese Frage noch sehr der Klärung und des vergleichenden Studiums einer möglichst großen und zusammenhängenden Formenreihe.«

Diese mehr oder weniger nahen Beziehungen, welche überall zwischen rechter Niere und dem Genitalsystem bestehen, und die bis zur völligen Reduction der Niere führen und soweit gehen können, daß die rechte Niere, wie wir eben sahen, schließlich uns nur noch als Nebenorgan des weiblichen Genitalapparates entgegentreten, während sie dem männlichen Geschlecht sogar völlig fehlen soll, finden wir, wenn auch nicht in diesem Maße ausgesprochen, bei *Paludina vivipara*, wo die rechte Niere zwar auch völlig ihrer einstigen secretorischen Funktion verlustig geworden ist, jetzt noch in rudimentärer Form, aber in vollem Umfange einen Teil des Geschlechtsausführweges in beiden Geschlechtern darstellt. Daß hier die Keimdrüse direkt in den Anfangsteil der Niere durch die frühere Renopericardialöffnung mündet und so die Niere den allerersten Abschnitt des Geschlechtsausführsystems bildet, ist wohl namentlich der großen Enge dieser Region zuzuschreiben, wodurch das besonders Nahebeieinanderliegen von Gonade und rechter Niere bedingt ist. Immerhin dürfte auch *Paludina* nicht vereinzelt dastehen und die berechtigte Forderung Thieles, eines eingehenden vergleichenden Studiums weiterer Formen in dieser Hinsicht, unterstützt durch gleichzeitige entwicklungsgeschichtliche Bearbeitung, macht sich sehr fühlbar.

Die Erklärung, welche J. M. Drummond für die Verbindung von Gonade und rechter Niere bei *Paludina* gibt, und die im vorhergehenden schon genügend besprochen worden ist, kann ich nicht billigen, da eine »cölomische Verbindung« in der von Haller bei Docoglossen beschriebenen Art nach neuesten Untersuchungen in Wirklichkeit nicht existiert hat und auch ich den Nachweis liefern konnte, daß dieser verdickte Streifen des Pericardialepithels, welcher ein Hinweis auf eine ursprüngliche cölomische Verbindung zwischen Gonade und Pericardialöffnung der rechten Niere bilden soll, gar nicht dem Pericard, sondern teils der Niere, teils der Gonade zugehört (ähnlich wie Willcox bei *Acmaea fragilis* den von Haller beschriebenen Cölomteil als den eines Teiles der Niere anspricht). Drummond denkt sich diese frühere Verbindung als eine Furche auf dem Boden des Cöloms, deren entlang bei den primitiven Formen die Genitalprodukte zur Renopericardialöffnung fließen. Durch Aneinanderlegen der Ränder soll sich die Furche zu einem Rohr geschlossen haben, welches an dem einen Ende in die Gonade, und an dem andern in das Pericard und die Niere unmittelbar durch die Renopericardialöffnung führte. Die Ontogenie wurde abgekürzt und diese Verbindung solid angelegt mit folgender Aushöhlung. Aus demselben Grunde soll das Offenbleiben der Renopericardialöffnung kein wesentliches Hindernis für solche Auffassung bilden, »die Öffnung dieser Pericardialfurche in die Niere muß ohne Zweifel wenigstens einen Teil der Renopericardialöffnung darstellen«.

Die hypothetische Stammform der Mollusken bezeichnet Thiele als Urmollusk, die wir nur in Beziehung auf die Nieren und Genitalorgane betrachten wollen. Die paarigen Urogenitalorgane lagen seitlich vom Darmtractus, zuvorderst die getrennt geschlechtlichen Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge in die Vorderenden der Nieren führten, dahinter die Pericardien, die gleichfalls mit den Vorderenden der Nieren in Zusammenhang standen; die letzteren waren Säcke mit gefalteter Wand und hinterer Mündung in der Nähe des Afters. Aus dieser Tierform gingen einerseits die Chitonen, anderseits die Urconchifere, die Ausgangsform aller übrigen Mollusken, das »Pro- oder Prärhipidoglossum« andrer Zoologen in folgender Weise hervor:

die beiden Keimdrüsen verschmolzen in der Regel bei den Chitonen über dem Darm und erhielten besondere Ausführgänge. Diese führen direkt nach außen, und es fehlt überhaupt jeder Zusammenhang der Genitalorgane mit dem Pericardium und den Nieren. Die beiden Pericardien und Herzkammern sind stets miteinander vereinigt, die Nieren haben sich verlängert und eine nach vorn gerichtete Schleife gebildet, ihre Mündungen sind etwas nach vorn verlagert. Dagegen lagen die Urogenitalapparate bei der Urconchifere in den Seitenteilen des Körpers, lateral vom Darmtractus, die Keimdrüsen neben der Leber, ihre Ausführgänge führten in die Nieren. Jedes Pericardium stand gleichfalls durch einen Gang mit dem Vorderende der betreffenden Niere in Verbindung. Die Nieren waren sackförmig mit gefalteter Wandung und mit einer hinteren Mündung in der Nähe des Afters zwischen den Kiemen.

Die Ausgangsform der Gastropoden entspricht betreffs Ausmündung der Nieren diesem ursprünglichen Verhalten der Urconchifere, ist aber in folgenden Punkten verändert: Das Pericard ist unpaarig geworden, seine beiden Ausführgänge sind noch erhalten, doch geht der ursprünglich linksseitige, später rechte, der höheren Gastropoden verloren. Die beiden Nieren sind verschieden ausgebildet, offenbar infolge ihrer Lage, indem nur die nach der Drehung rechtsseitige imstande ist, Läppchen zwischen die Eingeweide auszusenden, während die linke eine Vergrößerung ihrer Oberfläche aus Mangel an Raum nur durch zottenförmige Einstülpungen zu erreichen vermag. Während diese Asymmetrie einerseits bei Fissurelliden zu der riesigen Erweiterung der rechten und zur Verkleinerung der linken Niere führt, wird anderseits bei den übrigen Gastropoden durch eine Verschiebung des Enddarms nach rechts die rechte ungünstig beeinflußt und bildet sich allmählich zurück, während die linke sich vergrößert und schließlich allein übrig bleibt.

Die ursprünglich rechte Keimdrüse hat sich völlig rückgebildet, während die einzig erhaltene in die ursprünglich linke Niere ausmündet. Demnach entspricht also die Keimdrüse der Gastropoden nur der linken Hälfte derjenigen der Chitonen. Diese eben geschilderten Stufen der Phylogenie sehen wir in großen Zügen in der Entwicklungsgeschichte bei *Paludina* uns entgegentreten.

Auch Thiele leitet den Molluskenstamm von den Würmern ab, das Bindeglied bilden die Solenogastren. Über ihre systematische Stellung sagt Thiele: »die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächste verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen, unter denen die Chitoniden besonders durch die Erhaltung der Lateralstränge ihnen am nächsten stehen.«

Bei den Mollusken verlieren die Gonaden mehr oder weniger vollständig den Zusammenhang mit den ursprünglichen Ausführgängen, doch werden diese nicht rückgebildet, sondern in Nieren umgewandelt. Demnach sind die Nieren der Mollusken nicht denen der Anneliden homolog, sondern durch Funktionswechsel und Umwandlung der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden, während bei Anneliden umgekehrt die ursprünglichen Excretionskanäle sekundär zu Ausführungsgängen der Keimstoffe werden können. Bei Gastropoden ist der Zusammenhang der einen erhaltenen Keimdrüse mit der nach der Drehung rechten Niere noch erhalten geblieben; diese kann sich einerseits gewaltig vergrößern (bei Fissurelliden) und daher sowie durch ihre Beziehung zur Keimdrüse einer Leibeshöhle ähnlich sein, anderseits (bei den höheren Prosobranchiern) sich bis zum schließlichen Verschwinden rückbilden und durch den Ausführgang der Gonade mit seinen Drüsenbildungen ersetzt werden. Somit wird also dieser rechte Ausführweg erst sekundär wieder in den Dienst des Geschlechtsorgans gestellt.

Über die anfängliche Form der Nierenöffnung schreibt SIMROTH in BRONNS Klassen und Ordnungen: »Während die höheren Prosobranchier eine einfache Spalte als Porus haben, finden wir bei Diotocardiern eine muskulöse, d. h. vermutlich erigierbare und verlängerbare Papille, bei *Valvata* und *Paludina* aber einen bis weit nach vorn reichenden Harnleiter. Diese Ausnahmen und Abänderungen bleiben rätselhaft, solange wir nicht eine ganz neue Annahme machen über die Herleitung unserer Tiere: sie verschiebt den Ursprung der Gastropoden nicht nur in die Gezeitenzone, sondern aufs Land. Jene Nierenpapillen und Harnleiter werden damit Organe, um den Harn nicht aus der Kiemenhöhle, sondern aus der Lungenhöhle hinaus zu befördern. Sie können verschwinden, wenn das Wasser die Ausspülung übernimmt.«

Was die asymmetrische topographisch rechts, morphologisch links liegende Geschlechtsdrüse der Gastropoden anbetrifft, so handelt es sich nach PELSENEER und HALLER nicht um eine Asymmetrie, sondern um eine Verschmelzung der beiden Abschnitte. Wenn auch ontogenetisch die paare Anlage der Drüse nicht festgestellt ist, so kann es sich doch um eine sehr alte Verschmelzung handeln.

Simroth und Thiele dagegen finden für die Gastropoden sehr wahrscheinlich, daß die einzige Gonade durch Reduktion der einen entstanden ist. Beide erblicken in dieser Asymmetrie die Veranlassung zur Ausbildung der Spiralschale. Wenn diese Anlage nicht, so schreibt Simroth, so viel wir wissen, erst spät postembryonal erfolgte, könnte man geradezu ihre Einseitigkeit als das Ursächliche auffassen und behaupten: die Ausstülpung der Genitalien nimmt der betreffenden Körperseite so viel Material weg, daß sie in ihrem Wachstum gegen die andre zurückbleibt, woher dann die Ungleichheit der Mantelhälften und die daraus folgende Aufrollung. Hiernach wären die Schnecken Weichtiere, welche durch einseitige Verkümmerung der Genitalien asymmetrisch geworden sind und sich aufgerollt haben. Ein alter Gedanke, aber mit neuer Begründung, die der embryologischen Bestätigung sehr bedürftig erscheint. Ebenso will Thiele allein durch die Asymmetrie der Keimdrüse, d. h. durch Rückbildung der rechten, die Entstehung der Spiralschale erklären. Die ältesten Gastropoden, welche am nächsten jener Stammform aller Mollusken mit Ausnahme der Chitonen, der Urconchifere stehen, haben ihre rechte Keimdrüse verloren, während sich die Schale auftürmte, und die hierdurch veranlaßte Asymmetrie führte zunächst zur Ausbildung der Spiralschale und dann durch deren Übergewicht nach der linken Seite zu ihrer Umdrehung gegen den Fuß, weiterhin zur Rückbildung der nunmehr rechten Kieme und der rechten Niere, sowie zu weiterer Asymmetrie der Leber, der Muskulatur usw.

J. M. Drummond wendet sich gegen diese Annahme, nach ihren Ausführungen liefert die Entwicklung von *Paludina* keinen Beweis zugunsten dieser Theorie, da Gonade und Windung erst gebildet werden, wenn die Torsion bereits große Fortschritte gemacht hat.

Da ich die Anlage der Gonade bei *Paludina* als eine ganz bedeutend frühe beschrieben habe, zu einer Zeit, wo sich die beginnende Hervorbuchtung des Eingeweidesackes durch die zuerst hervortretende Asymmetrie der Leber bemerkbar macht, so kann ich in der Ontogenie dieses Prosobranchiers keinen Grund finden, die Simroth und Thielesche Theorie ganz zurückzuweisen. Übrigens können auch die in der individuellen Entwicklung sich abspielenden Vorgänge im einzelnen gar nicht dieselben sein, wie sie für die Phylogenie angenommen werden, weil in beiden Fällen der Ausgangspunkt ein ganz andrer ist, dort die Larve bzw. der Embryo, hier die Stammform mit einem wohlentwickelten Kriechfuß. Ferner auch ist weder die Entwicklungsgeschichte der in Betracht kommenden ursprünglichen Gastropodenformen, noch die erste Entstehung der Asymmetrie der Gastropodenlarve in keiner Weise genügend geklärt.

Betreffs der Entwicklung der Geschlechtsorgane habe ich nur weniges zu sagen. Die Arbeiten, welche außer den neueren bereits näher besprochenen hierüber vorliegen, beziehen sich meist auf Pulmonaten. Es sind die alten Arbeiten von PAASCH, EISIG, GANIN, RABL, V. IHERING, FOL, JOYEUX-LAFFUIE, ROUZAUD, BROCK, PLATNER, SEMPER, SIMROTH und KLOTZ. Eine übersichtliche Zusammenstellung all dieser Angaben wurde von SCHIEMENZ und V. ERLANGER gegeben, auf welche ich verweise. Interessant ist, daß schon EISIG, ROUZAUD, BROCK und KLOTZ den Ort und die Art der Anlage der Eiweißdrüse richtig erkannt haben; BROCK z. B. schreibt: »an der Verbindung des Ausführganges des Keimorgans mit dem Leitungsweg liegt eine angeschwollene Spitze des Leitungsweges, welche sich später in die Eiweißdrüse umwandelt«, oder KLOTZ: »am proximalen Ende des Ausführganges zeigt sich ein Gang mit seitlichen Ausstülpungen: die Anlage der Eiweißdrüse, sie ist für *Limnaeus* das zuletzt erscheinende Glied des Genitalapparates. Die Vermehrung der Follikel und die Vergrößerung der Epithelzellen derselben bedingt eine Vergrößerung der Eiweißdrüse. Auch im fertigen Zustand ist ein Hauptkanal mit Seitenästen zu sehen, woran sich die Drüsenfollikel befinden. Die Follikel besitzen große Epithelzellen mit großen Kernen. Dazwischen befindet sich kleinzelliges Bindegewebe in wenigen Schichten, welches die Follikel zusammenhält und das ganze Organ ebenfalls umgibt. Diesem Bindegewebe ist reichliches Pigment beigesellt.« Es stimmt diese Darstellung mit den Verhältnissen bei *Paludina*. Erwähnen möchte ich auch die Arbeit MEISENHEIMERS über *Dreissensia polymorpha*, welche eine fundamentale Übereinstimmung von Lamellibranchiaten und Prosobranchiern in der direkten Ableitung der Genitaldrüse aus der Pericardialwand in Form eines sich loslösenden Zellenhaufens aufweist.

Marburg, im September 1905.

Literaturverzeichnis.

1. A. Amaudrut, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. zool. (8) VII. 1898.
2. M. Baudelot, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. zool. 4 Sér. Vol. XIX. 1863.
3. F. Blochmann, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
4. L. Boutan, La Cause principale de l'Asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. exp. Sér. 3. Vol. VII.
5. E. L. Bouvier, Système nerveux, Morphologie et Classification des Gastéropodes Prosobranches. Ann. des Sc. nat. Zool. (7) III. 1887.
6. O. Bütschli, Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Morphol. Jahrb. Bd. XII.
7. —— Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
8. J. Brock, Entwicklung der Geschlechtsapparate der stylommatophoren Pulmonaten usw. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
9. Bronns Klassen und Ordnungen. Malacozoa. Bd. II. 1862—1866.
10. —— Bd. III. Mollusken. 1902.
11. M. v. Brunn, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
12. Cavalié et Beylot, Nature de la glande album. de l'Escargot (Helix). Compt. Rend. Soc. Biolog. Paris. Tome LIV. 1902.
13. E. G. Conklin, The Cleavage of the Ovum in Crepidula fornicata. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
14. L. Cuénot, Remplacement des amibocytes et organe phagocytaire chez la Paludina vivipara. Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc. XXIII. 1896.
15. —— Sur la glande de l'oreillette (Paludina vivipara) etc. Ibid. CX. 1890.
16. W. H. Dall, Recent advances in our knowledge of the Limpets (Patella). Bull. Phil. Soc. Washington. Vol. VII.
17. J. M. Drummond, Development of Paludina vivipara. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.
18. H. Eisig, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
19. R. v. Erlanger, On the paired Nephridia of Prosobranchs, the Homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs and the Relations of the Nephridia to the Gonad and Genital Duct. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIII. 1892.
20. —— Zur Entwicklung von Paludina vivipara. I. u. II. Teil. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 3. Heft. 1891.
21. —— Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Ibid. Bd. XXII, 1. 1894.
22. P. Fischer et E. L. Bouvier, Sur l'organisation des Gastéropodes prosobr. sénèstres. Compt. Rend. d. Acad. d. Sc. Tome CX. 1890.
23. H. J. Fleure, Notes on the Relations of the kidney in Haliotis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.

24. H. Fol, Études sur le développement des Ptéropodes. Archives de Zool. exp. Vol. IV. 1875.
25. —— Études sur le développement des Hetéropodes. Ibid. Vol. V. 1876.
26. —— Développement des Gastéropodes pulmonés. Ibid. Vol. VIII. 1879—1880.
27. M. Ganin, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Referat im Jahresbericht über Anat. u. Physiol. Bd. II. 1872.
28. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig 1855.
29. K. Grobben, Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. XII.
30. J. Guiart, Gastéropodes Opisthobranches. Mém. de la Soc. Zool. de France. XIV.
31. B. Haller, Betrachtungen über die Ontogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. Zool. Anz. XXIII. 1900.
32. —— Studien über Docoglosse usw. Leipzig 1894.
33. —— Die Morphologie der Prosobranchier (Vettor-Pisani). III u. IV. Morph. Jahrb. Bd. XVIII u. XIX. 1892.
34. —— Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchiaten. Ibid. Bd. XII. 1886.
35. —— Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralbl. XXI. 1901.
36. H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877.
37. J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie (Oncidium celtic.). Arch. Zool. expér. Tome X. 1882.
38. J. Klotz, Beitrag zur Entwicklung und Anatomie des Geschlechtsapparates bei Lymnaeus. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXIII. 1888.
39. J. Kollmann, Über Verbindung zwischen Coelom und Nephridien. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum. 1882.
40. Kofoid, On the early development of Limax. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXVII.
41. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Heft III. 1893.
42. L. de Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale.
43. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Mollusca. 1900.
44. E. Ray-Lankester, On the development of the Pond Snail. Quart. Journ. Micr. Sc. 1874.
45. —— On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara. Ibid. N. S. XV. 1875.
46. —— On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara Ibid. Vol. XVI. 1876.
47. Fr. Leydig, Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
48. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

49. J. Meisenheimer, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1899.
50. —— Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Ibid. Bd. LXIX. 1900.
51. —— Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Ibid. Bd. LXIX. 1901.
52. Meves, Haarförmige (eupyrene) und wurmförmige (oligopyrene) Spermien von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.
53. Paasch, Über das Geschlechtssystem und die harnleitenden Organe einiger Zwitterschnecken. Arch. f. Naturgesch. 1843. I.
54. P. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Archives de biologie. XI. 1891.
55. —— Les reines, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anzeiger. Bd. XIX. 1896.
56. —— Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. Cour. Acad. Sc. Belg. Tome LVII. 1899.
57. —— Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. Cour. et Mém. des Savants étr. de l'Acad. R. de Belg. Tome LIII.
58. R. Perrier, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sc. nat. Zool. VII Sér. Tome VIII. 1889.
59. Platner, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
60. L. Plate, Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anzeiger. 1888.
61. Playfair Mac Murrich, A contribution to the embryology of the prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. III. 1886.
62. O. Poetzsch, Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anatomie. Bd. XX. Heft 3. 1904.
63. C. Rabl, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. IX. 1875.
64. —— Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
65. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitzber. d. k. Akad. der Wiss. Wien. 86. Jahrg. 1883.
66. —— Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.
67. Robert, Sur la Ponte des Troques. Compt. Rend. Acad. Sc. Vol. LXXXII. 1901.
68. H. Rouzaud, Recherches sur le développement des organes génitaux des quelques gastéropodes hermaphrodites. Thèse prés. à la faculté sc. Paris etc. Montpellier 1885.
69. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
70. —— Études sur le développement du Vermet. Archives de biologie. Vol. VI. 1885.
71. P. Sarasin, Die Entwicklungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Inaug.-Dissertation. Wiesbaden 1882.
72. Schapiro, Hermaphroditismus (sekundär). Zool. Jahresb. 1902. Moll. LII.
73. v. Siebold, Fortpflanzungsorgane von Paludina vivipara. Müllers Archiv. 1836.

74. C. Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857.
75. C. Semper, Über Brocks Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems. Arb. Zoolog. Instit. Würzburg. Bd. VIII. 1887.
76. P. Schiemenz, Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von Eisig, Rouzaud, Jourdain, Brock, Klotz usw. über die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1888.
77. F. Schmidt, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Bd. VII. Abt. f. Anat. u. Ontog. 1894.
78. H. Simroth, Über Genitalentwicklung der Pulmonaten usw. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
79. J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
80. Joh. Thiele, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXV. 1891.
81. —— Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
82. —— Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. f. Naturgeschichte. Beiheft. 1901.
83. —— Über die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.
84. —— Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
85. —— Zur Cölomfrage. Zoolog. Anz. Bd. XXV. 1901.
86. Tobler, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVI. 1901.
87. C. Tönniges, Über die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.
88. —— Zur Organbildung von Paludina vivipara, mit besonderer Berücksichtigung des Pericards, des Herzens und der Niere. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförderung der gesamten Naturw. Marburg. Nr. 1. 1898. (Referat, Zool. Centralbl. VI.)
89. Totzauer, Nieren- und Gonadenverhältnisse bei Haliotis. Zool. Anzeiger. Bd. XXV. 1902.
90. H. Wegmann, Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. zool. exp. 1. sér. Tome II. 1884.
91. —— Notes sur l'Organisation de la Patella vulgata. Recueil. zool. Suisse. Vol. IV. 1887.
92. Willcox, Some disputed Points in the Anatomy of the Limpets. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.
93. Woodward, The Anatomy of Pleurotomaria beyrichii. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIV. 1901.
94. G. Wolff, Einiges über die Niere einheimischer Prosobranchiaten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.
95. Wl. Wolfson, Die embryonale Entwicklung des Lymnaeus stagnalis. Bullet. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. 26. Jahrg. 1880.
96. H. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
97. —— Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandlungen d. deutsch. zool. Gesellschaft. 8. Jahresvers. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein durchgehende Bezeichnungen:

an, After;
ao, Aorta;
cg, Cerebralganglion;
d, Darm;
de, Deckel;
dors, dorsal;
e, Enddarm;
ew, Eiweißdrüse;
f, Fühler;
fu, Fuß;
g, Geschlechtsdrüse;
gg, Geschlechtsgang;
gf, Blutgefäß;
gk, kolbiges Ende der Gonade;
h, Herz;
k, Kieme;
ka, Herzkammer;
kar, Kiemenarterie;
kv, Kiemenvene;
kw, Körperwand;
l, Leber;
m, Mund;
ma, Magen;
mf, Mantelwulst;
mh, Mantelhöhle;
lmh, linkes Mantelhöhlenhorn;
rmh, rechtes Mantelhöhlenhorn;
mes, Mesoderm;
n, Niere;
n', rudimentäre linke Niere;
na, Nierenausführgang;
na', Ausführgang der rudimentären linken Niere;
nv, Nerv;
od, Oviduct;
oe, Oesophagus;
op, Operculum;
ov, Ovar;
p, Pericard;
p', linker rudimentärer Abschnitt;
pz, rudimentärer Pericardzipfel;
pe, Ausmündung der Niere in den Herzbeutel;
pe', Nephrostom der rudimentären linken Niere;
ped, Pedalganglion;
q, Nuchalzellen;
rd, Radulasack;
rs, Receptaculum seminis;
sch, Schale;
schd, Schalendrüse;
schf, Schalenfalz;
schp, Spindelseite der Schale;
sept, Septum
sp, Spengelsches Organ;
supc, Supraösophageal-Connectiv;
subc, Subösophageal-Connectiv;
T, Hoden;
Tpr, Tunica propria;
u, Uterus;
ur, Ureter;
v, Velum;
vd, Vas deferens;
vent, ventral;
vo, Vorhof;
x, ectodermale Wucherungszone (Taf. XXII).

Sämtliche Figuren nach Schnittpräparaten sind mit dem Zeichenprisma entworfen. Die Vergrößerung ist hinter jeder Figur in Zeissschen Linsensystemen angegeben.

Tafel XXII.

Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch einen jungen Embryo, bei welchem die Zellauswanderung ihren Höhepunkt erreicht hat. Die Anlage der Schalendrüse macht sich als Verdickung der dorsalen Ectodermwand bemerkbar. Vergr. homog. Immers. 2,0 mm, 140 Apert. und Comp.-Oc. IV.

Fig. 2. Dasselbe Stadium mit neugebildeter Afteröffnung. Dieselbe Vergr.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt, dieselbe Serie. Dieselbe Vergr.

Fig. 4. Ventraler Abschnitt eines gleichalterigen Embryos; sagittaler Längsschnitt. Homog. Immers. 2,0 >< 130 und Comp.-Oc. VI.

Fig. 5. Dieselbe Partie eines gleichen Stadiums im Sagittalschnitt, etwas flach getroffen. Dieselbe Vergr.

Fig. 6. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos, welcher etwas älter als derjenige auf Textfig. 4 ist. Die Schalendrüse ist getroffen. Zu beiden Seiten des Enddarmes, an der Ventralfläche des Embryos, treten an einer beschränkten Stelle des Ectoderms (*x*) Zellen in die primäre Leibeshöhle, welche das rechte Pericardialbläschen liefern. Auf einem ein wenig älteren Stadium tritt der gleiche Prozeß auf der linken Seite des Embryos ein. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Fig. 7. Frontaler Längsschnitt der linken Wand eines wenig älteren Embryos. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. VIII.

Fig. 8. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 9. Querschnitt durch das Hinterende eines der Textfig. 5 entsprechenden Stadiums. E. I.

Fig. 10. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. E. I.

Fig. 11. Querschnitt durch das Hinterende eines ungefähr der Textfig. 6 entsprechenden Embryos. Die Schale beginnt sich zu bilden, während die Schalendrüse eine vollständige Rückbildung erfahren hat. Die beiden Pericardialbläschen sind scharf umgrenzt. E. I.

Fig. 12. Querschnitt durch das Hinterende eines wenig älteren Embryos. Die beiden Pericardialsäckchen, von denen der rechte der bedeutend größere ist, sind zusammengerückt und bilden durch Aneinanderlegen zweier Wände das Septum. Die rechte Niere und ihr späterer Ausführgang sind in der Anlage begriffen. E. I.

Fig. 13. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos im gleichen Alter bei stärkerer Vergrößerung. Die Zweischichtigkeit des Septums ist erkennbar. Beide Nierenanlagen sind als Verdickungen der ventralen Pericardialwand deutlich sichtbar. Die Anlage der definitiven rechten Niere übertrifft die der rudimentären linken Niere. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Tafel XXIII.

Fig. 14. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Das Septum löst sich durch Dünnerwerden und Einreißen seiner Wand von vorn nach hinten auf, wodurch die Ausbildung eines einheitlichen Pericardiums angebahnt wird. Die rudimentäre linke Niere und ihr späterer Ausführgang wird sichtbar, derjenige der rechten Niere, das rechte Mantelhöhlenhorn, hat sich vertieft. E. I.

Fig. 15. Querschnitt durch das Hinterende eines wenig älteren Embryos. Das Septum ist noch stärker in Rückbildung begriffen. E. I.

Fig. 16. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Die Auflösung des Septums ist fast vollendet. Die beiden Nierenanlagen stehen in solider Verbindung mit den zugehörigen Mantelhöhlenhörnern. Die Leber tritt deutlich hervor. E. I.

Fig. 17. Querschnitt durch das Hinterende eines der Textfig. 7 entsprechenden Stadiums. Die rechte Niere bildet eine Aussackung der Pericardialwand, die Herz- und Gonadenanlage treten uns als Verdickungen derselben entgegen. Diese Serie wurde zum Aufbau des Modells Fig. 64—67 verwandt. D. II.

Fig. 18. Querschnitt durch die Niere eines etwas älteren Embryos als der der Textfig. 8. Die Herzeinstülpung beginnt einzutreten. E. I.

Fig. 19. Ein anderer Schnitt dieser Serie. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 20. Querschnitt durch die Niere eines der Textfig. 9 entsprechenden Embryos; der Durchbruch der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn findet statt. D. II.

Fig. 21. Die Niere eines gleichalterigen Embryos im Sagittalschnitt. DD. III.

Fig. 22. Querschnitt durch die Niere eines älteren Embryos, das Alter liegt zwischen dem der Textfig. 9 und 17. D. II.

Fig. 23. Sagittalschnitt der Niere eines gleichalterigen Embryos. D. III.

Fig. 24. Querschnitt durch die Niere eines etwas älteren Embryos. Das rechte Mantelhöhlenhorn hat sich mehr spezialisiert und ist zum Ureter geworden. Die Niere weist das Auftreten der ersten Falte auf; sie hat ihre definitive Lage auf der linken Seite des Körpers erreicht. D. II.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch einen dieser Altersstufe entsprechenden Embryo. Der Schnitt geht durch das Nephrostom der Niere. Die Lage des Herzens mit Vorhof und Kammer ist erkennbar. (Das Herz wurde, da es sich auf einigen der nachfolgenden Schnitte befand, hineinkombiniert.) C. IV.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch die Niere dieses Stadiums, der Schnitt trifft die in Fig. 24 beschriebene erste Nierenfalte quer. D. III.

Fig. 27. Querschnitt durch die Niere eines ungefähr der Textfig. 17 entsprechenden Embryos. C. III.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch die Niere eines wenig jüngeren Embryos. D. II.

Fig. 29. Querschnitt durch die Niere eines Embryos der Textfig. 17. D. II.

Tafel XXIV.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch das Nephrostom der Niere eines etwas älteren Embryos als der der Fig. 29. C. III.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch die Nierenbasis, dieselbe Serie. C. III.

Fig. 32. Querschnitt durch die Niere eines jungen bereits freilebenden Tieres, welches künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen wurde. Der Renopericardialgang tritt auf dem nächsten Schnitt mit der Urinkammer in Verbindung. D. II.

Fig. 33. Der Teil eines Schnittes derselben Serie, welcher die Mündung der Urinkammer in den Ureter zeigt. D. II.

Fig. 34. Frontalschnitt durch einen Embryo der Textfig. 9. D. I.

Fig. 35. Querschnitt eines nur wenig älteren Embryos.

Fig. 36. Querschnitt durch einen älteren Embryo. (Dieser Serie entstammt Fig. 22.) C. II.

Fig. 37. Querschnitt durch einen wiederum älteren Embryo, der aber noch nicht ganz das Alter der Textfig. 17 erreicht hat. Die Fig. 24 auf Taf. XXIII ist dieser Serie entnommen. A. Comp.-Oc. VI.

Fig. 38. Längsschnitt durch die kolbige Auftreibung des distalen Gonadenendes eines Embryos, welcher ungefähr der Textfig. 17 entspricht. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Fig. 39 u. 40. Serienschnitte eines geschlechtsreifen Tieres, welche das kurze, englumige Verbindungsstück (*n'*) zwischen Ovar und Oviduct zeigen; dieses ist ohne Wimpern und enthält wie Oviduct und Eiweißdrüse Spermatozoen. Vergrößerung 37.

Tafel XXV.

Fig. 41. Sagittalschnitt durch einen Embryo, welcher im Alter dem der Textfig. 8 entspricht. Das Pericardium (*P*) ist durch Rückbildung des Septums zu einem einheitlichen Hohlraum geworden; an seiner Dorsalseite hat sich durch rinnenförmige Einfaltung (*h*) die Herzanlage weiter ausgebildet. Vergr. Obj. C und Comp.-Oc. IV.

Fig. 42. Dasselbe Altersstadium bei stärkerer Vergrößerung. Die Herzrinne (*h*) läßt noch deutlich die Verdickung erkennen, als die sie sich bei ihrer Entstehung zuerst anlegte. Vergr. Obj. E und Comp.-Oc. IV.

Fig. 43—49. Serienzeichnungen über Herzentwicklung. Der Herzschlauch ist stets im Längsschnitt getroffen. Der Embryo entspricht im Alter dem der Textfig. 9.

Fig. 43. Sagittalschnitt. Der Enddarm (*e*) ist nur wenig getroffen. Auf dem Pericard (*P*) liegt als rinnenförmige Einstülpung der in seiner ganzen Länge getroffene Herzschlauch (*h*). Derselbe zeigt in der Mitte eine kleine Einschnürung, welche sich auf den folgenden Schnitten mehr und mehr verstärkt und ihn in Vorhof und Kammer sondert. An beiden Seiten steht der Herzschlauch mit der primären Leibeshöhle in offener Verbindung. Vergr. Obj. E und Oc. II

Fig. 44—47. Die nächstfolgenden Schnitte der Serie mit denselben Bezeichnungen.

Fig. 48. Längsschnitt durch das Herz, stärker vergrößert. Unterschied zwischen der dünneren Epithelwand des Vorhofes (*vo*) und der stärkeren der Kammer (*ka*) deutlich erkennbar. Beide werden von vereinzelten Mesenchymzellen durchzogen. Vergr. homog. Immers. 2,0 mm, 1,30 Apert. und Comp.-Oc. IV

Fig. 49. Sagittalschnitt durch das Herz und Pericard eines Embryos im Alter der Fig. 25, Taf. XXIII. Die Wandung der Kammer (*ka*) hat ein festes epitheliales Gefüge angenommen; im Gegensatz dazu ist die Wand des Vorhofes (*vo*) noch dünner geworden als im vorhergehenden Stadium. Das Lumen des Vorhofes geht direkt in das der Kiemenvene (*kv*) über. Fibrilläre Muskelfasern bilden sich innerhalb der Kammer. Vergr. Obj. E, Oc. II.

Tafel XXVI.

Fig. 50. Querschnitt durch die Gonadenanlage eines Embryos der Textfig. 7. Dieser Serie entstammt auch die Fig. 17, Taf. XXIII, sowie das Modell Fig. 64 bis 67. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. II.

Fig. 51. Querschnitt durch die Gonadenanlage und die rudimentäre linke Niere eines gleichalterigen Embryos. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 52. Die Gonadenanlage und die rudimentäre linke Niere eines gleichen Embryos im Sagittalschnitt. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 53. Ein weiterer Schnitt dieser Serie. Beide Schnitte zeigen sehr gut die Ausdehnung des linken Hornes der Mantelhöhle. Dasselbe Objektiv und Oc. II.

Fig. 54. Sagittalschnitt durch die weiter vorgeschrittene Gonade. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 55. Ein andrer Schnitt dieser Serie, zugleich durch die linke Niere; beide Anlagen gehen fast ohne Grenze ineinander über. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 56. Querschnitt durch die Gonade eines wenig älteren Embryos. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 57. Desgleichen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 58. Querschnitt durch Gonade und linke Niere eines älteren Embryos, dessen Altersstufe zwischen den Textfig. 8 und 9 liegt. Die Gonade liegt hier nur in ihrem proximalen Anfangsteil vor. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 59. Die Gonade eines sagittalgeschnittenen jungen Embryos des Stadiums der Textfig. 9. Das Bild wurde aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert; der eine Schnitt enthielt den größten Teil der Gonade, der andre die Gonadenwurzel, d. h. den am Pericard beginnenden Abschnitt der Gonade. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 60. Frontalschnitt durch die Gonadenwurzel eines Embryos der Textfig. 9, derselben Serie, welcher Fig. 34, Taf. XXIV entstammt. Man sieht das innige Nahebeieinanderliegen der Gonade und rudimentären linken Niere. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 61. Die rudimentäre linke Niere eines Querschnittes eines Embryos, welcher zwischen dem Stadium der Textfig. 9 und 17 liegt; er befindet sich fast auf der gleichen Altersstufe wie der Embryo der Fig. 36 auf Taf. XXIV, ist noch etwas jünger als dieser. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 62. Ein weiterer Schnitt dieser Serie, welcher um fünf Schnitte weiter nach dem Vorderende des Embryos zu liegt.

Fig. 63. Der nächstfolgende Schnitt der Serie. Der Schnitt geht durch die am weitesten nach vorn liegende Decke des linken rudimentären Pericardabschnittes. Die Gonade liegt nur zum Teil auf beiden Figuren, ihr distaler Endteil ist nicht getroffen, da er sich aus der Ebene des Schnittes herauswindet und bis in die Spitze des Eingeweidesackes hinaufreicht. Dieselbe Vergrößerung.

Tafel XXVII.

Die Modelle (Fig. 64—71) wurden in einer Vergrößerung : 390, Fig. 72 in einer : 145 hergestellt, unter Zugrundelegen von Photographien gezeichnet und bei der Reproduktion auf 2/3 verkleinert. Die Erklärung befindet sich im Text, die Seitennummern sind jeder Figur beigefügt.

Fig. 64—67. Das aus einer Querschnittserie rekonstruierte Hinterende eines im Alter der Textfig. 7 (S. 435) entsprechenden Embryos. Die rechte Niere bildet eine Aussackung der Pericardialwand, die Herz- und Gonadenanlage treten uns als Verdickungen derselben entgegen (im übrigen siehe S. 440 u. 435).

Fig. 68. Rudimentäre Niere und Gonade eines etwas jüngeren Embryos als der der Textfig. 17 (S. 458), aus Querschnitten rekonstruiert. Die röhrenförmige rudimentäre Niere steht durch ihr Nephrostom in offener Verbindung mit dem zugehörigen wenig umfangreichen Pericardzipfel. Das der Windung der Leberspitze folgende distale Ende der Gonade beginnt die kolbige Auftreibung. Leberrand und Körperwandung wurden zwecks Orientierung ebenfalls wiedergegeben, hier ist die Stelle der ersten Windung (S. 469).

Fig. 69—71. Rudimentäre Niere und Gonade eines Embryos, welcher älter als der der Textfig. 17 (S. 458) ist; die Niere eines gleichaltrigen Embryos ist in Textfig. 16 (S. 456) abgebildet. Textfig. 20 (S. 471) ist der zum Aufbau des Modells verwandten Querschnittserie entnommen. Die offene Verbindung der rudimentären Niere mit dem Pericard — wie in Fig. 68 — ist nicht mehr vorhanden, da sie mit der Gonade durch ihr früheres Nephrostom in Verbindung getreten ist und die direkte Fortsetzung der Gonade bildet (S. 472 u. 473).

Fig. 72. Rekonstruktion eines Teiles des weiblichen Geschlechtsapparates eines freilebenden, sehr jungen Tieres: Anlage der Eiweißdrüse, Mündung des Ovariums in den Geschlechtsgang, dieser mit seinen charakteristischen Knickungen.

80

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtzigster Band

Viertes Heft

Mit 5 Tafeln und einer Figur im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1906

Ausgegeben den 30. Januar 1906

Inhalt

Seite
Embr. Strand, Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. I—III. (Mit Taf. XXVIII.) 515
J. Wilhelmi, Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. (Mit Taf. XXIX u. XXX.) 544
C. Hennings, Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. II. (Mit Taf. XXXI, XXXII u. einer Fig. im Text.) 576

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Soeben erschien:

Ein Jahr an Bord I. M. S. Siboga

Beschreibung der Holländischen Tiefsee-Expedition
im Niederländisch-Indischen Archipel 1899—1900

von

Frau A. Weber-van Bosse

Nach der zweiten Auflage aus dem Holländischen übertragen von
Frau E. Ruge-Baenziger.

Mit 26 Vollbildern, 40 Textabbildungen und einer Karte
1905, gr. 8, XIII u. 370 S., ℳ 6.—; in Leinen geb. ℳ 7.—

Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. I—III.

Von

Embr. Strand

(Kristiania).

(Aus dem Zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit Tafel XXVIII.

I. Über die Geschlechtsorgane von Agelena labyrinthica (L.).

Unsre Kenntnis von der Entwicklung und dem Bau der Genitalien der Spinnen ist noch ziemlich unvollständig. Die folgenden Mitteilungen dürften daher nicht ganz ohne Interesse sein, trotzdem sie in mehreren Punkten etwas lückenhaft sind. Untersucht wurden nur Schnittpräparate, und zwar solche, die mit ZENKERscher Flüssigkeit konserviert und mit Hämatoxylin gefärbt waren.

Für Arbeitsplatz und für das freundliche Interesse, welches Herr Professor Dr. KORSCHELT meiner Arbeit entgegengebracht hat, ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen verbindlichsten Dank abzustatten. Ebenso bin ich Herrn Dr. MEISENHEIMER sehr zu Dank verpflichtet.

Über die Keimzellen in sehr frühen Stadien gestattet mir mein Material leider nichts Sicheres zu sagen; ob dieselben vom Mesoderm abstammen oder ursprünglich eine indifferente Anlage bilden, kann ich deshalb nicht endgültig beantworten, halte es aber für höchst wahrscheinlich, daß letzteres der Fall ist. Ich habe nämlich in einem Stadium, das mit dem von BALFOUR als Stadium 5 abgebildeten übereinstimmt (vgl. BALFOUR: »Notes on the Development of Araneina«, Pl. XIX, Fig. 5, oder sein »Handbuch der vergleichenden Embryologie«, Fig. 200 *C*, oder KORSCHELT-HEIDERS Lehrbuch, S. 582, Fig. 370 *A*) im letzten Schwanzsegment an und in der Wand des letzten (15. unpaaren) Cöloms eine ziemlich große Ansammlung von Zellen beobachtet, welche die den Genitalzellen charakteristischen Eigenschaften, wenn auch nicht ausgeprägt, erkennen lassen. Dieser

Zellhaufen zeigt eine Tendenz, sich vorn zu spalten und tritt bald als eine etwa hufeisenförmige Figur auf. Nachher scheint die ganze Anlage durch die Spalte in zwei geteilt zu werden, und diese beiden Teile jederseits als ein dicht an und in den Cölomsäcken gelegener Strang nach vorn zu wachsen. Die beiden Stränge werden dann mehr und mehr nach innen verlagert und wandeln sich in die Geschlechtsdrüsen um. — Daß die Genitalzellen an und in den Cölomsäcken beobachtet worden sind (vgl. Jaworowski: »Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei *Trochosa singoriensis* Laxm.« »Verh. Ges. D. Naturf. und Ärzte«, 66 Vers. 2. Teil, 1. Hälfte [1895]), braucht, wie schon von Schimkewitsch hervorgehoben, nicht zu beweisen, daß dieselben mesodermaler Natur sind, da dies ja eine nachträgliche Erscheinung sein kann.

Da mein Material lückenhaft ist, so kann ich auch nicht mit absoluter Gewißheit behaupten, daß die an den Cölomsäcken beobachteten Genitalzellen von der hinten gelegenen Zellansammlung abstammen. Ich werde mich daher diesmal mit diesen kurzen Andeutungen begnügen und gehe zur Beschreibung der Genitalanlagen in einem bedeutend späteren Stadium über.

In einem dem Ausschlüpfen kurz vorangehenden Stadium (vgl. Balfour: »Notes« usw., Taf. XIX, Nr. 9; Balfour: Handbuch, Fig. 201*B* oder Korschelt-Heiders Lehrbuch, Fig. 373*B*) finden wir die Genitalanlagen schon sehr weit entwickelt. Sie treten uns hier als zwei lange, solide Zellstränge entgegen, welche (Fig. 1 und 2) von der Rectalblase bis zu den Lungen reichen, also verhältnismäßig dieselbe Länge wie beim erwachsenen Tiere haben, nahe den Lungen sich scharf nach unten umbiegen und daselbst an der inneren Fläche der Hypodermis festgewachsen sind. — Unten werden die Genitalanlagen vom abdominalen Nervenstamm begrenzt, der sich so weit nach oben hinschiebt, daß er deren Zwischenraum teilweise ausfüllt. Es ist derselbe jedoch in dieser Periode in raschem Schwinden begriffen, so daß, während man denselben in einigen Exemplaren bis zum Proctodäum sich erstreckend sieht, man in andern Individuen, welche dem äußeren Aussehen nach auf genau derselben Stufe stehen sollten, findet, daß er nur oder kaum bis zur Mitte des Abdomens reicht. Dadurch, daß diese Rückbildung sehr rasch vor sich geht, wird es erklärlich, daß die Autoren sich in diesem Falle widersprechen; während Kishinouye (»On the Development of *Araneina*«, »Journal of the College of Science«, Imp. Univ., Tokio [1890]) den Nervenstamm als das Proctodäum erreichend darstellt, wäre er nach

Balfour (l. c.) in demselben Stadium viel kürzer, was auch Pappenheim (»Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* [Cl.]«, diese Zeitschr., LXXIV. [1903]) bei *Dolomedes* gefunden hat. — Man findet also in einigen Fällen überhaupt nicht den Nervenstamm in der Nähe des hinteren Abschnittes der Genitalanlagen.

Wie in Fig. 2 dargestellt, divergieren die Genitalanlagen nach vorn zu ziemlich stark und liegen mit der Außenseite den Bauchmesenterien an. Während am Hinterende die Geschlechtsdrüsen von der Dottermasse weit entfernt sind, nähern sie sich derselben nach vorn zu ganz allmählich, so daß sie in der Mitte oben und zum Teil auch innen von dem Dotter umfaßt werden, aber weiter vorn wieder von der Dottermasse sich entfernen (Fig. 1). — Die nach unten gebogene Anlage der Ausführungsgänge ist vom Dotter ganz frei, liegt dagegen mit ihrer Außenseite den Lungen dicht an, während an der Innenseite die Bauchlängsmuskeln verlaufen.

Was die Form anbelangt, so sind die Genitalstränge, wie aus den Fig. 4 und 6 hervorgeht, von ziemlich gleichmäßiger Dicke, nur ganz schwach sich nach vorn verjüngend. Hinten bemerkt man hier und da schwache Anschwellungen, die aber meist nur seitlich sich bemerkbar machen und wahrscheinlich, zum Teil wenigstens, auf Zufälligkeiten zurückzuführen sind. Daß diese Anschwellungen auf sexuelle Unterschiede zurückzuführen sind, ähnlich wie Heymons bei *Phyllodromia germanica* L. (»Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia germanica* L.« Diese Zeitschrift, schrift, LIII) beobachtet hat, davon habe ich mich nicht überzeugen können.

Was die Histologie der Genitalanlagen betrifft, so hat man zwischen den Keimzellen und den den Strang bekleidenden Epithelzellen zu unterscheiden; beide sind scharf voneinander gesondert und nicht untereinander gemischt wie z. B. bei *Phyllodromia* (Heymons l. c.). Die Kerne der Keimzellen sind alle von ziemlich genau derselben Form, rund oder etwas oval, mit oder ohne Membran, und enthalten viele, meist scharf begrenzte, rundliche, gleich große Chromatinkörner, die gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt sind; in den meisten Fällen kann man eine periphere Reihe und ein oder zwei centrale Körnchen unterscheiden. Letztere sind, wie gesagt, nicht größer als die peripheren; dadurch weichen die Genitalzellen von *Agelena* charakteristischerweise von denjenigen mehrerer verwandten Tiere ab, z. B. des Skorpions, bei welchem nach A. Brauer (»Beiträge zur

Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions«, diese Zeitschrift, LIX. [1895]) der eine Chromatinkörper größer und stärker gefärbt als die übrigen ist, ein Verhalten, das uns auch bei Insekten, z. B. *Phyllodromia* entgegentritt. — Von einem besonderen Nucleolus kann man also in den Genitalzellen von *Agelena* noch nicht sprechen. — Zellgrenzen habe ich nicht sehen können; die Protoplasmamasse erscheint ganz homogen und hat sich mit Hämatoxylin schwach hellgrau gefärbt; außen ist sie, auch wo keine Epithelschicht vorhanden ist, scharf begrenzt.

Die den Genitalstrang bekleidenden Epithelzellen (Peritonealzellen) bilden immer nur eine einreihige Schicht, die an der Oberseite und zwar besonders längs der Mitte der Oberseite lückenlos zusammenhängend ist, während an den Seiten meistens nur vereinzelte Epithelzellen zu sehen sind und unten fehlen sie ganz oder fast ganz. Die Kerne unterscheiden sich hauptsächlich von denen der Genitalzellen durch ihre viel dunklere Färbung; am Rande liegen oft eine Reihe stark färbbarer Körnchen, während die Mitte des Kernes heller erscheint. Diese Peritonealzellen, die mesodermaler Natur sind, bilden ein ganz typisches Plattenepithel. Sie stammen teils von den Bauchmesenterien, teils von dem die dorsale Dottermasse unten begrenzenden Stücke des splanchnischen Blattes und zwar geht die Bildung der Peritonealhülle in folgender Weise vor sich. Hinten liegen die Genitalanlagen, wie wir schon gehört haben, an der Innenseite der Bauchmesenterien; die benachbarten Zellen der letzteren lagern sich direkt der Anlage an, wodurch diese eine Hülle an der Außen- und zum Teil Oberseite bekommt. Von dieser ersten, durch Anlagerung entstandenen, nur an der einen Seite vorhandenen, epithelialen Bekleidung, bildet sich nach und nach durch Vermehrung dieser Zellen auch an der Innen- und Unterseite eine ähnliche Zellenschicht; mit andern Worten, es wächst die schon an der Außenseite vorhandene Hülle allmählich um den ganzen Strang herum. — Weiter vorn nähert sich die Genitalanlage der dorsalen Dottermasse und damit auch dem dieselbe begrenzenden Mesodermblatt, und nichts ist dann natürlicher als daß nun die Zellen dieses Blattes in ähnlicher Weise wie hinten die der Mesenterien sich der Genitalanlage anlegen und zwar zuerst der Oberseite derselben (Fig. 5). Auch hier treten die benachbarten Zellen etwas aus ihrer Verbindung mit den übrigen Zellen des splanchnischen Blattes, um sich der Genitalanlage zu nähern und sich derselben anzulegen. In Fig. 6, in der wir an der Oberseite der Anlage eine ganze Anzahl ziemlich ungeordnet gelegener

Epithelzellen sehen, haben wir offenbar ein Stadium vor uns, auf welchem die Peritonealhülle der Drüse sich eben bildet; einige der Zellen haben sich schon zu einer Reihe angeordnet, während andre es demnächst tun werden. Die Kerne der Peritonealhülle sehen in diesem Stadium genau so aus wie diejenigen, welche noch im splanchnischen Blatt liegen; auch spricht es für die Herleitung der ersteren von dem letzteren, daß das splanchnische Blatt in der Nähe der Genitalanlage mehr oder weniger unvollständig erscheint oder auch ganz fehlt; die Zellen derselben müssen daher ihren Platz geändert haben, da sie nicht spurlos verschwunden sein können. Ich kann deshalb nur mit KORSCHELT und HEIDER ganz einig sein, wenn sie (KORSCHELT und HEIDER: Lehrbuch, S. 619) die Richtigkeit der Angabe SCHIMKEWITSCHS, daß die »peritoneale Lage« aus Dotterzellen, welche in die Leibeshöhle einwandern, entstände, bezweifeln und diese Bildung vielmehr vom Mesoderm herzuleiten geneigt sind; jedenfalls ist letzteres bei meinem Objekt (*Agelena*) zweifellos richtig. — Diese sich oben anlegenden Mesodermzellen bilden zuerst in der Mitte der Oberseite eine ununterbrochene Schicht, von der dann nachher durch Vermehrung nach und nach die Seiten und endlich auch die Unterseite der Drüsen bekleidet werden. Dies wird durch die Fig. 4 und 6 ganz bestätigt; man sieht am Sagittalschnitt durch die Mitte der Drüse nur oben eine Epithelreihe (Fig. 4); an Sagittalschnitten durch die peripheren Schichten dagegen bemerkt man ganz vereinzelt einige Epithelzellen, während unten gar keine (Fig. 4) oder sehr wenige (Fig. 6) vorhanden sind.

Die Hauptentwicklung der Peritonealhülle geht aber in postembryonalen Stadien vor sich. Ähnliches ist auch bei Insekten, z. B. *Phyllodromia*, beobachtet worden.

Wie schon gesagt biegen die Genitalanlagen vorn scharf nach unten um (Fig. 1) und sind mit der Hypodermis getrennt voneinander festgewachsen; zwischen letzterer und dem Strang hat eine Verschmelzung stattgefunden (Fig. 8). Diese beiden senkrechten Stränge, die sich später zu den Ausführungsgängen umbilden, besitzen gewöhnlich noch gar kein Lumen, jedenfalls keines, das sich durch den ganzen Strang erstreckt; nur hier und da kann man an Querschnitten eine kleine Spalte in der Mitte des Stranges bemerken. Es liegen also die Verhältnisse bei *Agelena* anders als bei der von PURCELL (»Note on the Development of the Lungs, Entapophyses, Tracheae and Genital Ducts in Spiders«, Zool. Anzeiger [1895]) untersuchten Art *Attus floricola* C. L. K., wo die Ausführungsgänge von Anfang an hohl sind. Das Lumen bildet sich erst nachher aus und zwar durch einfaches Auseinanderweichen der Zellen. — Ein etwas schematisches Bild der Ausführungsgänge haben wir in Fig. 3 und zwar nach Querschnitten; man sieht da, wie sie unten gegen die Hypodermis sich nähern und mit derselben verwachsen; die Anordnung der Zellen der letzteren läßt vermuten, daß die Stränge nach und nach gegen die Mitte hinwachsen, um sich schließlich zu vereinigen, ähnlich wie es von PURCELL bei *Attus* beobachtet worden ist. — Von einer ectodermalen Einstülpung, aus der das Scheidensystem sich ausbilden würde, ist noch nichts zu sehen; eine solche tritt erst bedeutend später auf. Eine primäre Geschlechtsöffnung, wie sie J. WAGNER bei *Ixodes* beschrieben hat (»Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* Bir.« Arbeiten aus dem Zoolog. Laborat. der Kais. Univ. zu St. Petersburg, Nr. 5 [1894]), wird hier nicht gebildet.

In dem nächsten, unmittelbar auf das Ausschlüpfen folgenden Stadium ist die junge Spinne 2,3 mm lang, der Cephalothorax 1 mm, die Beine des ersten Paares 1,2 mm lang. Der ganze Körper sehr hell gefärbt; nur stellenweise ist die künftige Zeichnung zu erkennen. Die Augen sind vorn und seitlich schwarz eingefaßt. Aus dem Cocon herausgenommen.

Die Genitalanlagen erscheinen im großen ganzen so wie im vorigen Stadium, doch haben sie sich sowohl nach vorn wie nach hinten ein wenig verlängert; die Umbiegung nach unten erscheint daher noch etwas schärfer und ist nun vor die hintere Lungenwand und etwa an die Mitte der oberen gerückt. Die beiden Ausführungsgänge haben sich etwas genähert, und zwar weil ihre an der Hypodermis befestigten Enden gegeneinander wachsen, vielleicht auch weil sie von den nun bedeutend herangewachsenen Lungen, deren Innenseite sie anliegen, etwas nach innen gedrückt werden. — Der hintere, drüsige Teil der Genitalanlage ist bedeutend dicker geworden, und zwar ist nun ein erheblicher Unterschied zwischen ihm und dem Ausführungsgang vorhanden. Auch in der Mitte und hinten liegen die Genitalstränge etwas näher zusammen als im vorigen Stadium.

Nunmehr treten Unterschiede auf, die ich für solche sexueller Natur halte. Was die Form betrifft, so erscheinen die Ovarien überall ziemlich gleichmäßig dick, doch gegen die beiden Enden sich allmählich schwach verjüngend; die Hoden dagegen zeigen meistens mehrere kleine Anschwellungen, und ihre Dicke ist durchschnittlich nur $^1/_2$ bis $^1/_4$ derjenigen der Ovarien (Fig. 9—12). Bei den Hoden beginnt ein

Lumen, sowie das in späteren Stadien so charakteristische Stroma sich heranzubilden (Fig. 12), bei den Ovarien ist davon noch nichts zu sehen, jedenfalls nicht in dem hinteren Teil. Während die Hoden im Querschnitt kreisrund erscheinen, sind die Ovarien meistens seitlich etwas zusammengedrückt und ihr Querschnitt also ellipsenförmig. Die Ausführungsgänge sind dagegen in beiden Fällen drehrund. Ferner kann als ein weiterer Geschlechtsunterschied angegeben werden, daß die Hoden von den Bauchlängsmuskeln ein wenig weiter entfernt sind. — In den Ovarien sind die Keimzellen, insbesondere die Kerne, größer und ihr Plasma meistens heller als in den Hodenzellen, weshalb die histologischen Elemente in den Ovarien stärker hervortreten. In den Hodenzellen ist das Chromatin mehr gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt; sie ähneln dadurch mehr den Keimzellen im vorigen Stadium. In den Ovarialzellen findet man dagegen häufig, daß die chromatische Substanz sich in der Mitte des Kerns zusammengeballt hat, so daß ein stark färbbares, oft fast kugelförmiges Gebilde entstanden ist, in ähnlicher Weise, wie es von Heymons bei *Phyllodromia* beobachtet worden ist. — In den Hoden sind Teilungsfiguren viel seltener, und die Größe der Zellen unter sich mehr gleichmäßig, während in den Ovarien auch unter den unzweifelhaften Keimzellen bedeutende Unterschiede vorhanden sein können.

In dem zweiten postembryonalen Stadium sind die jungen Spinnen 2,5 mm lang, die Beine des ersten Paares 1,6 mm lang, der ganze Körper lang behaart, und die Färbung des erwachsenen Tieres deutlich erkennbar. — Aus dem Cocon.

Von diesem Stadium standen mir leider nur wenige Exemplare zur Verfügung und diese waren sämtlich männlichen Geschlechts. Was von demselben hinsichtlich der uns hier interessierenden Fragen zu beachten ist, wäre etwa folgendes.

Die Peritonealhülle ist zwar weiter entwickelt, erstreckt sich aber doch noch nicht zusammenhängend um die ganze Genitalanlage herum. Ihre Zellen sind offenbar in reger Teilung begriffen, wenn auch Mitosen kaum aufzufinden sind.

In den Ausführungsgängen, welche im vorigen Stadium ganz solid waren, finden wir nun die erste Spur einer Lumenbildung (Fig. 13) und gleichzeitig damit die der Bildung des späteren Stroma, indem durch Auseinanderweichen der Zellen eine kleine Spalte zwischen denselben entstanden ist. Ferner haben die Ausführungsgänge etwas an Dicke zugenommen, und die mit der Hypodermis verbundenen Enden sind näher zusammengerückt. Auch der keimbereitende Teil der Anlage hat etwas an Dicke zugenommen.

Im dritten postembryonalen Stadium haben die jungen Spinnen eine Gesamtlänge von 2,9 mm; der Cephalothorax ist 1,2 mm, die Beine des ersten Paares 3 mm lang, also auffallend länger als im vorigen Stadium. — Der ganze Körper ist sehr lang und stark behaart und die Färbung ist von der des erwachsenen Tieres wenig verschieden. — Aus dem Kokon.

Auch von diesem Stadium habe ich nur wenige Präparate, so daß ich in mehreren Punkten nicht habe befriedigende Resultate bekommen können.

Die ganze Oberseite der Genitalanlagen ist nun von einer einschichtigen Peritonealhülle bekleidet; ihre Kerne unterscheiden sich wie vorher durch ihre starke Färbbarkeit von den Genitalzellen. An der Unterseite lassen sich ganz vereinzelt solche Kerne erkennen.

Der Ausführungsgang, dessen Wände aus einer einfachen oder doppelten Zellenschicht bestehen, besitzt nun ein Lumen, das jedoch kein ganz vollständiges ist, indem es durch Zellenfortsätze quer durchsetzt wird.

Ein [weiter Zwischenraum trennt das nun folgende Stadium meiner Darstellung von dem zuletzt beschriebenen, insofern es mir nicht gelang, die Entwicklung der jungen Spinne von dem Verlassen des Cocons bis zum Auftreten der fast geschlechtsreifen Form in dem Gespinst während des nächsten Sommers zu verfolgen. Letztere Formen sind es, welche mir das Material zu der nun folgenden Darstellung der weiteren Ausbildung der weiblichen Geschlechtsorgane geliefert haben.

Die Tiere dieses Stadiums sind 8 mm lang, völlig ausgefärbt und unterscheiden sich von den erwachsenen nur durch das Fehlen der äußeren Genitalien.

Die Ovarien weichen von denen des vorigen Stadiums besonders durch eine erhebliche Größenzunahme, das Vorhandensein von Eiern, und einen bedeutend höher differenzierten inneren Bau ab, während die Ausführungsgänge nun in Verbindung mit einer von außen her gebildeten Öffnung getreten sind.

Was die Morphologie des mesodermalen Teils der Genitalien betrifft, so ist vor allen Dingen zu bemerken, daß wir in demselben nun drei Abschnitte unterscheiden können, nämlich Ovarium, Oviduct und Uterus. Zusammen reichen diese von der Nähe der Spinnwarzen bis zum Vorderrand der Lungen und haben also verhältnismäßig ungefähr dieselbe Länge wie die Drüsenanlage des vorigen Stadiums.

Das Ovarium erscheint von der Seite gesehen etwa halbmondförmig, mit der konvexen Seite nach oben gerichtet; die letztere bildet einen ganz regelmäßigen Bogen, weil sie keine Eier trägt, während die andern Seiten sowohl durch die Eier, wie durch anliegende Spinndrüsen mehr unregelmäßig erscheinen. Das Vorderende ist nicht nur nach unten, sondern auch ein wenig nach außen gebogen. An Querschnitten erscheint das Ovarium als ein ziemlich zylindrischer Strang, der auf der Oberseite am hinteren Ende eine Längsfurche trägt, die sich bisweilen über die ganze Oberseite erstreckt, bisweilen aber auch hinten undeutlich ist. Die Länge des Ovariums beträgt etwa 12—20 mal seine Breite. Zwischen den Ovarien sind Spinndrüsen gelegen, während sie oben und außen mit dem Chylusmagen in Berührung stehen. Die Vorderenden der Ovarien setzen sich nach vorn und unten ohne eine bestimmte Grenze als Oviducte fort, welche sich unten vereinigen und den Uterus bilden. Die ersteren sind zylinderförmig, liegen der inneren Lungenwand an und haben zwischen sich die Bauchlängsmuskeln, welche also oberhalb des quer gestellten Uterus zu liegen kommen. Die Oviducte buchten sich oberhalb des Uterus etwas nach vorn und auch seitlich reichen sie etwas weiter als letzterer. Sowohl der histologische Bau wie die Dicke des Uterus gleichen den Oviducten, so daß eine scharfe Grenze zwischen denselben sich nicht ziehen läßt. Doch bemerkt man an den Enden des horizontal gestellten Uterus an der unteren und hinteren Seite je eine Einschnürung, durch welche ein Muskel verläuft, so daß es scheint, daß erstere hauptsächlich auf den Druck des letzteren zurückzuführen ist. Diese Einschnürungen, welche also ziemlich unwesentlicher und zufälliger Natur zu sein scheinen, kann man als Grenze zwischen Uterus und Oviducten betrachten und in Übereinstimmung damit den Uterus als den unpaaren, horizontalen, die Oviducte als die paarigen, vertikalen Abschnitte der Ausführungsgänge definieren. — Als Schläuche erscheinen diese Gänge noch nicht, weil sie ganz vom Stroma ausgefüllt sind; deshalb ist auch eine direkte Verbindung zwischen Uterus und dem Scheidensystem noch nicht hergestellt, indem die begrenzende Hülle des Stromas sich quer über der Mündung des Scheidenganges fortsetzt und daselbst anscheinend persistiert, bis sie, wie wir weiter unten sehen werden, erst beim Eierablegen gesprengt wird. Es genügt also zur Herstellung der

Verbindung zwischen dem Scheidensystem und den inneren Genitalien nicht, daß nur das Stroma verschwindet; die dadurch entstandene Höhlung bleibt noch längere Zeit von der Außenwelt abgeschlossen.

Was die Histologie dieser mesodermalen Gebilde anbelangt, so haben wir zwischen dem das ganze Innere ausfüllenden Stroma, der Tunica propria und eventuell Muscularis, sowie der Peritonealhülle zu unterscheiden. Hierzu kommen noch die anfangs im Stroma gelegenen Eizellen, welche später als Eier an der Außenseite des Ovariums befestigt sind. Über die Eier werden wir aber im zweiten Teile dieser »Studien« sprechen.

Das Stroma bildet ein schwammiges Mesenchymgewebe, in welchem man zahlreiche Lückenräume bemerkt, sowie viele große, runde, meistens chromatinreiche Kerne, die in dem lockeren Gewebe zerstreut liegen und schon durch ihre Form sich leicht von den schmalen, zugespitzten Kernen der äußeren Hülle unterscheiden. Das maschige Zwischengewebe färbt sich mit Hämatoxylin sehr schwach und tritt daher an den Präparaten nur undeutlich hervor. In gewissen Abschnitten, besonders in der Mitte der Drüse, ist das Stroma dichter, indem die Kerne so nahe beisammen liegen und die Vacuolen so klein sind, daß die maschige, lockere Struktur wenig auffallend ist. Im vordersten Teil des Uterus sind die Kerne sehr groß, zirkelrund bis elliptisch, aber nie zugespitzt oder eckig; ihr Plasma ist meist ganz hell, nur schwach oder nicht gefärbt, weshalb die zu sechs oder mehreren vorhandenen, kleinen, gleich großen, Chromatinkörperchen ganz scharf hervortreten; ein besonderer, die andern an Größe übertreffender Nucleolus ist nicht vorhanden. Die Kernmembran ist sehr deutlich, aber Zellgrenzen lassen sich ebensowenig hier wie anderswo im Stroma nachweisen. Wie wir sehen, stimmen also diese Kerne im großen ganzen mit denjenigen überein, welche wir in den Ovarien in jüngeren Stadien gefunden haben. In einigen Kernen sind sowohl Chromatinkörnchen wie Membran undeutlich; sie scheinen sich in einem Auflösungszustand zu befinden, und die Vermutung würde nahe liegen, sie als Nährzellen in Anspruch zu nehmen. Kleinere, wahrscheinlich eben durch Teilung entstandene Kerne liegen vielfach darunter. Zwischen den Kernen liegen große, länglichrunde Intercellularräume (Vacuolen), die zusammen eine viel größere Fläche einnehmen als die Kerne und von zahlreichen, mesenchymatösen Fasern durchsetzt, bzw. begrenzt werden. In der Mitte des Uterus ist das Stroma noch lockerer oder die Kerne können ganz fehlen, so daß stellenweise eine längliche, schmale Höhlung gebildet wird;

beiderseits von dieser liegen etwa zwei unregelmäßige Reihen von Kernen, durch sehr starke Fasern verbunden, und dann kommt wiederum, längs dem Rande, ein von Kernen fast freier, aber von vielen, meist parallel verlaufenden Fasern durchsetzter Raum, dem sich die Peritonealhülle anschließt. Weiter hinten in dem Ovarium liegt dagegen am Rande häufig eine dichtere Schicht. Von den beiden Kernreihen ist die innere gewöhnlich der Mittellinie näher als die äußere dem Rande, und hier und da wird ihr Zwischenraum durch Kernansammlungen überbrückt, so daß die beiderseitigen Reihen sich verbinden. — Eine solche Anordnung der Kerne in Längsreihen ist jedoch immer mehr oder weniger unregelmäßig und läßt sich häufig gar nicht erkennen. Eine kernlose Randpartie jederseits und eine ähnliche in der Mitte treten fast immer auf; sie bestehen aus einer Reihe von großen Vacuolen, die durch parallel verlaufende, dünne Zwischenwände getrennt sind; diese Vacuolen sind mehr oder weniger eckig und ihr größerer Durchmesser steht lotrecht auf der anstoßenden Peritonealhülle. Bisweilen findet man, daß die Stromakerne sich um eine größere Vacuole herum angesammelt haben, so daß eine rohrähnliche Bildung zu stande kommt; auch andre kleine zusammenhängende Kernansammlungen sieht man hier und da im Innern des Stroma, die jedoch wahrscheinlich nur zufälliger Natur sind. — In den Oviducten erscheint das Stroma meist ein wenig lockerer und die Kerne sind weniger zahlreich als im Uterus; einen durchgreifenden Unterschied zwischen den Kernen kann ich dagegen nicht finden. Zwar erscheinen die Kerne des Oviducts zum Teil ein wenig kleiner, rundlicher und schwächer gefärbt; indessen bin ich geneigt, diese Unterschiede auf Zufälligkeiten, vielleicht auch auf die Schnittrichtung zurückzuführen. — In dem hinteren und mittleren Teil des Ovariums erscheint an Längsschnitten das Stroma häufig in der Mitte am dichtesten, indem daselbst sich sowohl viele Kerne angesammelt haben, als auch das Zwischengewebe stärker entwickelt ist, wodurch ein etwa baumförmig verästelter, dunkler gefärbter Längsstreifen gebildet wird. An andern Stellen ist in der Mitte, ähnlich wie in den Oviducten, ein mehr lockeres Gewebe vorhanden. Überhaupt ist das Stroma im Ovarium ziemlich verschieden von dem im Uterus und den Oviducten. Es ist vor allen Dingen das Zwischengewebe viel stärker entwickelt, während die Vacuolen zurückgetreten sind, so daß der von ihnen ausgefüllte Platz nun gleich oder kleiner ist als derjenige der Mesenchymfasern und Kerne. Die Fasern zeigen sich auch dadurch von denjenigen weiter vorn verschieden, daß sie sich bedeutend dunkler gefärbt haben, und sie breiten sich an vielen Stellen aus zur Bildung von membranösen Häuten. Die Vacuolen erscheinen weder so hell noch so scharf begrenzt wie in den Oviducten; sie sind vielmehr meistens mehr oder weniger von feinen Protoplasmafäden durchsetzt oder solche überziehen ihre Wände innen, wodurch die Begrenzung teilweise verwischt erscheint. Ein weiterer Unterschied ist, daß die Wände der Vacuolen hier fast immer stark gekrümmt, wellen- oder zickzackförmig erscheinen, während sie in den Oviducten und dem Uterus fast mathematisch regelmäßige Zwischenräume abgrenzen. Die Kerne sind zwar denen in den Ausführungsgängen ähnlich; die meisten erscheinen aber mehr undeutlich, indem das Plasma etwas dunkler ist, und die Nucleolen sowie die Membran weniger scharf hervortreten; sie machen überhaupt denselben Eindruck wie die kleinsten, vermutungsweise als Nährzellen gedeuteten Kerne in den Ausführungsgängen. Es liegen aber vereinzelt dazwischen andre, welche heller gefärbt, größer und schärfer begrenzt sind. Eine Längsspalte oder ein leerer Raum in der Mitte ist nie so deutlich ausgebildet, wie es weiter vorn der Fall sein kann. Diese Unterschiede treten vorwiegend im hinteren und mittleren Teil der Ovarien hervor, während weiter vorn das Stroma mehr demjenigen der Oviducte ähnelt, in welches es ganz allmählich übergeht.

Was die Bildung des Stroma betrifft, so können wir, da uns die Zwischenstadien fehlen, nur Vermutungen darüber aufstellen. Im vorigen Stadium fanden wir das Innere der Keimdrüsen von einer Protoplasmamasse erfüllt, in welcher die Zellkerne eingebettet lagen. Daß die Bildung des Stromagewebes aus der Protoplasmamasse erfolgt ist, während die Kerne sich mehr unverändert erhalten haben, ist wenigstens wahrscheinlich. Die Protoplasmamasse wird eine mehr lockere, flüssigere Beschaffenheit angenommen haben, es sind Vacuolen darin aufgetreten, und durch diese sind die Kerne zum Auseinanderweichen gebracht worden.

Eine sehr feine Tunica propria hat sich gebildet; sie liegt der Peritonealhülle so eng an, daß sie kaum nachweisbar ist, wofern sie nicht von einem Ei aus ihrer gewöhnlichen Lage herausgetrieben worden ist.

Eine Tunica muscularis habe ich in diesem Stadium nicht erkennen können, möchte jedoch deshalb ihr Vorhandensein nicht in Abrede stellen, weil sie selbst bei reifen Tieren schwer zu erkennen ist.

Der ganze mesodermale Teil der Genitalien, Ovarium, Oviduct und Uterus, wird von der dünnen bindegewebigen Peritonealhülle umgeben; ihre kleinen, länglichen, stark dunkel gefärbten Kerne liegen unter sich ziemlich weit entfernt, und weichen kaum von denjenigen ab, welche wir im vorigen Stadium in der Peritonealhülle fanden. Sie steht durch zahlreiche feine Fäserchen, welche besonders von der Nähe der Kerne ausgehen, in kontinuirlichem Zusammenhang mit angrenzenden Organen, vor allen Dingen mit dem Zwischengewebe des Chylusmagens.

Überall an der Außenseite der Genitalien finden sich zahlreiche Blutzellen, wie ja solche überhaupt in alle Lacunen zwischen den Organen eindringen. Dadurch daß sie sich oft zu ganz dichten Ballen zusammenhäufen, erschweren sie die Untersuchung der Präparate, so z. B. findet man sie häufig um die Eier herum gelegen, so daß sie, flüchtig angesehen, für ein Keimepithel gehalten werden könnten. In den Ovarien, wo sie bei andern Arachniden vorkommen können (vgl. A. Birula: »Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden«. Horae Societatis ent. Rossicae«, XXVIII [1894]), habe ich sie nie beobachtet.

Außer diesen soeben besprochenen mesodermalen Gebilden sind neue und zwar ectodermale Gebilde hinzugekommen, welche in unsern früheren Stadien nicht vorhanden waren. Es sind diese das Scheidensystem, die Samentaschen und die Epigyne (Vulva).

Das ziemlich komplizierte Scheidensystem tritt uns schon der Hauptsache nach fast fertig ausgebildet entgegen. Wir sehen (Fig. 15), daß vom Uterus ein weiter Kanal nach unten verläuft, den wir, um die Terminologie Vogt und Yungs zu benutzen, als Scheidengang (*s.g*, Fig. cit.) bezeichnen. Von diesem geht nach unten ein ziemlich schmaler Kanal ab, der Scheidenkanal, der in vertikaler Richtung verläuft und nach außen mündet. Der Scheidengang verschmälert sich etwas nach unten und geht in die sich nach außen verbreiternde und ausmündende Scheide (*s*) über. Wo der Scheidengang sich mit der Scheide verbindet, tritt eine seitliche, etwa spaltenförmige Ausbuchtung auf, die Scheidenbucht (*s.b*), die man als eine Fortsetzung der Scheide betrachten kann und die auch fast in derselben Richtung verläuft. In ihren Wänden lassen sich ähnliche »baumartige Chitinbildungen«, wie sie von Vogt bei *Epeira* beschrieben worden sind, erkennen, und von der Spitze der Scheidenbucht setzen sich nach oben hin Muskeln fort. Ebenso erstreckt sich je ein Muskel längs der Vorder- und Hinterseite der Scheide. — Der Scheidengang zeigt an seiner hinteren Wand eine kleine Ausbuchtung, die unmittelbar am Uterus gelegen ist und wohl mit der von Vogt als »mittlere Drüsenausstülpung« bezeichneten Bildung identisch ist; ich habe mich aber nicht davon überzeugen können, daß diese Ausstülpung hier drüsiger Natur ist.

In der Nähe der Hypodermis, vor der Scheide, findet man zwei runde Höhlungen, welche die Anlagen der Samentaschen darstellen (Fig. 15). Ihre Wände werden von sehr hohen Zylinderzellen mit großen ellipsoiden, ziemlich hellen Kernen gebildet. Diese Zellen sondern das Chitin ab, aus welchem die Wände der Samentaschen beim erwachsenen Tiere bestehen; in diesem Stadium hat sich jedoch noch keine eigentliche Chitinschicht gebildet. Die Samentaschenanlagen stehen noch nicht in Verbindung mit der Scheide; wir sehen aber von dort eine kleine Einstülpung sich bilden, deren Wände offenbar auch chitinogen sind, und welche den Samenkanal bilden wird. Dagegen sind sie mit der Anlage der Epigyne verbunden; es scheint aber, als ob sie unabhängig davon und gleichzeitig damit entstehen.

In dem letzten uns vorliegenden Stadium des unreifen Tieres unterscheiden sich die Weibchen von denen des vorigen Stadiums nur durch bedeutendere Größe, indem sie 10 mm lang sind.

In ihrem äußeren Aussehen sind die Genitalien wie sie im vorigen Stadium waren. Dagegen sind einige histologische Veränderungen nachweisbar.

Im Stroma fällt es auf, daß die Anzahl der daselbst gelegenen Kerne abgenommen hat und zwar stellenweise ganz erheblich, so daß nur die Fasern übrig geblieben sind, die schließlich auch verschwunden sein können. Wie wir im Abschnitt von der Eibildung sehen werden, hängt dies mit der nun rasch vor sich gehenden Entwicklung der Eier zusammen.

Erst von nun an können wir von einem Keimepithel sprechen, und zwar tritt dasselbe als eine ziemlich regelmäßige, nach innen scharf begrenzte, ein- oder zweireihige Zellenschicht auf, deren Kerne groß und rundlich sind und sich daher leicht von den Kernen der Peritonealhülle unterscheiden lassen.

Die Peritonealhülle zeigt Unterschiede je nach den verschiedenen Abschnitten des Ovariums. An der hinteren Oberseite sind die langen schmalen, meist weit entfernt liegenden Kerne ziemlich hell, von nur wenigen Chromatinkörnern erfüllt. Weiter nach vorn an der Oberseite sind dagegen die Kerne viel dunkler, noch länger und mehr zugespitzt, sowie unter sich noch weiter entfernt. An der

Unterseite sind die Kerne größer und zahlreicher, sonst sehen sie wie die dunkelsten der Oberseite aus.

In den Oviducten und dem Uterus sind keine weitere histologische Differenzierungen eingetreten, was anzudeuten scheint, daß diese ungefähr gleichzeitig mit den äußeren Genitalien ihre volle Entwicklung beenden.

Als letztes Stadium möchte ich nun endlich das erwachsene Tier betrachten; wenn auch hier meine Untersuchung etwas lückenhaft ist, so dürfte sie doch immerhin ein gewisses Interesse beanspruchen, denn was in der Literatur über die Morphologie der Geschlechtsorgane der Spinnen enthalten ist, ist noch sehr unvollständig, zumal diese Organe bei den verschiedenen Familien offenbar so viele Unterschiede aufweisen, daß hier gewiß noch ein weites Feld für neue Untersuchungen offen liegt.

Die Ovarien des reifen Tieres sind von denen des unreifen sofort dadurch zu unterscheiden, daß sie ganz hohle Schläuche bilden, indem das in früheren Stadien so umfangreiche Stroma gänzlich verschwunden ist. Ferner tritt nun an der Peripherie eine mehrschichtige Zellenlage auf, das Keimepithel der Autoren. Ein solches kommt aber nicht überall an den Wänden des Ovariums vor oder es bildet nur eine einschichtige Zellenlage, was besonders an der Oberseite der Fall ist; dem entsprechend entwickeln sich hier auch keine Eier. — Als runde Schläuche erscheinen die Ovarien nun nie, sondern durch die Eier sind die Wände immer mehr oder weniger eingedrückt und liegen einander fast an. Letzteres ist besonders hinten der Fall, vorausgesetzt, daß da überhaupt Eier vorhanden sind, während vorn das Lumen jedenfalls teilweise erhalten bleibt. Es ist dies wahrscheinlich eine Vorrichtung zum Erleichtern des Eindringens der Eier in das Ovarium, und es ist demnach wahrscheinlich, daß diese Einwanderung vorn anfängt.

Zwischen dem Keimepithel und der Peritonealhülle liegt eine sehr schwache, nur an besonders gut gelungenen Präparaten erkennbare Tunica muscularis und eine Tunica propria, die man am leichtesten an den Eiern beobachten kann.

Die Peritonealhülle tritt uns in ähnlicher Weise wie in den vorigen Stadien entgegen; durch ihre ziemlich verschiedenen Kerne unterscheidet sie sich leicht vom Keimepithel.

Leydig (»Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande« »Zool. Jahrbücher«, III [1888]) beschreibt eine

Muskelhülle, welche »außen von der Grenzhaut zugegen sein kann« und aus »sich kreuzenden Quer- und Längszügen« bestehen soll. Eine solche Muskelhülle, welche, wenn ich Leydig recht verstehe, doch nur bei einigen Spinnen gefunden worden ist, habe ich bei *Agelena* nicht konstatieren können.

Die Oviducte erscheinen ähnlich wie im vorigen Stadium, insofern, als sie vom Vorderende der Ovarien als zwei schwach verjüngte Schläuche sich schräg nach vorn und unten, in der Mitte ein wenig nach außen gebogen, erstrecken, dann sich gegeneinander umbiegen und in den Uterus einmünden. Innen liegen sie den Bauchlängsmuskeln, außen den Lungen an.

Der Uterus bildet einen queren, an der Ventralseite gerundeten, nach oben zu an Umfang, insbesondere an Breite zunehmenden Sack, der sich oben in die beiden Oviducte fortsetzt. Gleichzeitig mit der Abzweigung der Oviducte wird die dorsale Wand des Uterus in der Mitte von beiden Seiten etwas eingedrückt und bekommt also eine gewissermaßen sattelförmige Vertiefung, die an der Vorder- und Hinterseite deutlicher als in der Mitte der Oberseite hervortritt.

Die Wände der Oviducte und des Uterus sind ähnlich gebaut; sie werden aus hohen zylindrischen Zellen gebildet, deren Kerne groß, länglichrund, ganz hell und mit einer Anzahl winziger, unter sich in Größe wenig verschiedener Chromatinkörperchen versehen sind, welche ziemlich gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt sind. Sie stimmen mit der Beschreibung und Abbildung der entsprechenden Zellen bei *Epeira* in Vogt und Yungs Lehrbuch (S. 248) überein.

Das Scheidensystem (Fig. 16) besteht aus der Scheide (*s*), die sich kurz hinter der Epigyne als eine Querspalte öffnet, deren vordere und hintere Wand je eine kleine Ausbuchtung zeigen. Nach oben zu stark verengt setzt sich die Scheide fort und teilt sich dann in zwei Teile, nämlich die Scheidenbucht (*s.b*), die als eine lange schmale Spalte tief in das Innere hinter dem Uterus sich hineinstreckt, und der Scheidengang (*s.g*), dessen Wände in Verbindung mit denjenigen des Uterus stehen. Die Höhlung des Uterus und die des Scheidenganges gehen jedoch nicht ohne weiteres ineinander über, indem die Ausmündung des Uterus durch eine kernhaltige Membran (Fig. 18) geschlossen wird, so daß eine Verbindung zwischen dem Ausführungssystem und dem Scheidensystem tatsächlich nicht existiert. Diese Membran, die schwach gebuchtet oder wellenförmig erscheint (Fig. 18), trägt an beiden Seiten kurze Fasern, welche wohl Reste von dem Stromagewebe sind, mit welchem sie in jüngeren Stadien in Verbindung gestanden hat. Es wird nämlich sehr wahrscheinlich sein, daß sie mit der Haut identisch ist, durch welche das Stroma im vorigen Stadium begrenzt wurde. Wenn man aber diese als eine Hautbildung oder einen Teil des Peritoneums auffassen will, wie wir es getan haben, so wird man also konstatieren können, daß die Peritonealhülle zwischen Uterus und dem Scheidensystem als eine etwas schräg horizontal ausgespannte Membran erhalten geblieben ist, während sie sonst in den Wänden des Uterus kaum noch länger zu erkennen ist. Da die Peritonealhülle in den lateralen Wänden des Uterus erhalten blieb, so ist es ja plausibel, daß dies auch unten der Fall ist, sonst würde daselbst ein Zerreißen derselben stattgefunden haben. Wenn die ectodermale Einstülpung, welche das Scheidensystem bildet, an den Uterus herangewachsen ist, so wächst sie mit der Wand des letzteren zusammen, indem gleichzeitig die sich einstülpenden Zellen etwas auseinanderweichen, wodurch die Mündung zu dem mesodermalen Teil des Ausführungsganges gebildet wird. Daß durch Erhalten der Peritonealhülle an dieser Stelle also eine mesodermale Bildung in direkter Verbindung mit außen steht, ist zwar etwas befremdend; man muß sich aber dabei erinnern, daß es sich hier um ein provisorisches Organ handelt, das zum nachherigen Verschwinden (siehe unten!) bestimmt ist. Die Frage ist also eigentlich nur, ob dies Verschwinden etwas früher oder später stattfindet. — Die Kerne dieser Membran sind sehr dunkel, ohne daß eine bestimmte Anordnung des Chromatins sich bei mäßiger Vergrößerung erkennen läßt; sie sind teilweise dicker als die Membram selbst, so daß sie als Verdickungen, Knoten, erscheinen (Fig. 18). In derselben Figur zeigt sich, wie die Kerne der Uteruswand am Befestigungspunkte der Membran mit ihren Längsachsen parallel der Membran sich eingestellt haben. Nahe dem Rande sehen wir die Membran mehrschichtig erscheinen oder sogar in zwei Häutchen gespalten.

Daß diese Membran nur ein provisorisches Organ ist, kann keinem Zweifel unterliegen, denn sonst wäre ja der Durchgang der Eier nicht möglich; sie wird also zur Zeit der Reife der Eier zweifellos zerreißen, beziehungsweise verschwinden. Aber in welcher Weise dies geschieht und welche Bedeutung sie eigentlich hat, darüber kann ich nur Hypothesen aufstellen, da ich an ganz alten Exemplaren leider keine Beobachtungen habe anstellen können. — Nicht unwahrscheinlich ist es, daß sie einfach durch den Druck der den Uterus erfüllenden Eier zum Zerreißen gebracht wird, mit oder ohne eine vorherige Degeneration. Bekanntermaßen legen nun die Spinnen eine größere

Anzahl von Eiern auf einmal, die Kreuzspinne z. B. 60—70 in einem Guß. Da aber, wie ein Blick auf die Ovarien sofort zeigt, die Eier derselben auf höchst verschiedenen Entwicklungsstufen stehen, indem man reife und sehr junge Eier zusammen findet, so werden wohl auch die Eier einzeln in das Lumen des Ovariums hineindringen; daß z. B. die 60—70 Eier der Kreuzspinne auf einmal in das Ovarium hineinkommen können, ist ja ganz undenkbar. Es werden also die reifen Eier sich im Leibe der Mutter während einer Zeit angesammelt haben, ehe sie gelegt werden und nichts ist denn wahrscheinlicher als anzunehmen, daß eben der Uterus als ein solches Reservoir fungiert. Die Eier gelangen also nach und nach vereinzelt vom Ovarium in den Uterus hinein, und erst wenn daselbst sich so viel angesammelt haben, daß die Ausdehnung der Membran deren Zerreißen herbeiführt, werden die Eier nach außen befördert. Daß dieser Vorgang von der Spinne selbst willkürlicherweise eingeleitet und gefördert werden kann, läßt sich denken; da der Uterus von Muskeln umgeben ist, kann ja das Ausdehnen und Zerreißen der Membran durch Zusammendrücken der Wände des Uterus gefördert werden. Wenn also einmal ein Eierlegen stattgefunden hat, ist diese Membran zerstört, und ein nochmaliges Legen von vielen Eiern auf einmal ist also nicht länger möglich ohne vorherige Regeneration der Membran. Eine solche ist aber wenig wahrscheinlich, und in diesem Falle auch nicht nötig, da *Agelena* nur einmal Eier legt. Bei Arten, die mehrfach legen, dürfte diese Membran daher fehlen, und deren Funktion von andern Gebilden übernommen werden. Bei *Epeira* z. B. scheint diese Membran zu fehlen, jedenfalls findet sie bei den Autoren keine Erwähnung. Dies ist insofern etwas überraschend, weil auch *Epeira* nur einmal Eier legt; wenn man aber berücksichtigt, daß die Öffnung des Uterus nach unten ganz eng ist (vgl. z. B. SCHIMKEWITSCHS Fig. 6 auf Taf. VI), so scheint es nicht unwahrscheinlich, daß diese Öffnung durch die umgebenden Muskeln kann geschlossen werden, und beim Eierlegen sich wieder öffnet. Daß besondere Vorrichtungen getroffen sein müssen, um das Ablegen vieler Eier auf einmal zu bewirken, ist ja zweifelsohne, und eine andre Funktion, als sich dabei zu beteiligen, kann man dieser Membran nicht gut zuschreiben; sie als ein rudimentäres, zweckloses Gebilde aufzufassen hat ja keinen Sinn.

In der vorderen Wand des inneren verschmälerten Teils der Scheide öffnen sich zwei schmale stark geschlängelte Kanäle, die vorn in die kugelrunden, unmittelbar hinter der Epigyne gelegenen Samentaschen, die mit letzterer durch eine schmale Öffnung in

Verbindung stehen, sich öffnen (Fig. 17). Diese Kanäle, welche wir mit dem Namen Samenkanäle (*s.k*) belegen möchten, haben ähnlich wie die Samentaschen sehr dicke Chitinwände, und durch sie wird eine Verbindung zwischen dem Scheidensystem, bzw. der Scheide, und der Epigyne hergestellt. Sowohl in den Kanälen als besonders in den Taschen findet sich ein dunkel gefärbtes Secret, das nicht unähnlich dem Secret gewisser Spinndrüsen erscheint.

Diesen Apparat nehme ich nun als den samenleitenden in Anspruch und zwar sind die beiden Samentaschen die zur Aufnahme des Samens während der Copulation bestimmten Organe, während die Samenkanäle zum Durchgang derselben in die Scheide dienen; beide zusammen, oder vielleicht nur die Kanäle, werden als Samenbehälter fungieren. Ein Vergleich mit Taf. VI, Fig. 8, in SCHIMKEWITSCHS »Anatomie de l'*Epeira*« zeigt, daß die Verhältnisse da im großen ganzen ähnlich liegen, wenn man nur in Betracht zieht, wie ganz anders die äußeren Genitalien bei *Epeira* geformt sind. Was SCHIMKEWITSCH als »renflements des conduits excréteurs« bezeichnet, entspricht den Samentaschen und sein »réceptacles« den oben beschriebenen Kanälen, indem er nur die letzteren als samenaufbewahrende Organe ansieht. Die von TREVIRANUS beschriebenen »birnenförmigen Knorpel« sind auch dasselbe wie die obigen Samentaschen, und in ähnlicher Weise werden sie von SIEBOLD erwähnt, indem er noch betont, daß sie in die Scheide münden. Was aber VOGT bei *Epeira* als »Samenbehälter« bezeichnet ist etwas ganz andres, nämlich das, was in systematischen Werken als Nagel bezeichnet wird. Wenn ich den Namen Samentasche für die vorderste Erweiterung des Samenkanals beibehalte, so geschieht das, weil dieser Name sich in der systematischen Literatur eingebürgert hat, und es mir gar nicht unwahrscheinlich ist, daß dies Gebilde nicht nur für die Aufnahme, sondern auch für die Aufbewahrung des Samens Bedeutung hat.

Die Wände der Samentaschen, sowie die der Kanäle, werden wie gesagt von Chitin gebildet, sie sind aber nicht ganz gleich, indem die Wände der Kanäle hellbräunlich, die der Taschen hellgelb sind, und während die letzteren homogen erscheinen, kann man in den Wänden der Kanäle eine oder zwei dunklere und eine hellere Schicht unterscheiden. Letztere stimmen ganz mit denjenigen der Scheide überein, die der Tasche dagegen mit der Wand der Epigyne und zwar auch in Betreff der inneren Begrenzung. Während die Wände der Taschen innen glatt sind, erscheinen die der Samenkanäle uneben, ähnlich wie in der Scheide (vgl. Fig. 114 *B* in VOGT und YUNG).

Wie ich schon oben angedeutet habe, wird die Bestimmung der Samenkanäle sein, den Samen, der in die Samentaschen hineingebracht worden ist, in die Scheide zu befördern. Dies geschieht wahrscheinlich, wenn die Eier gelegt werden und wird wohl durch einen willkürlichen Akt des Tieres hervorgerufen. Man wird also hier von einer inneren Befruchtung sprechen müssen. Ähnliches nimmt Schimkewitsch für *Epeira* an, indem er schreibt: »Les orifices vaginaux servent à féconder les œufs pendant leur trajet dans le vagin«, während Bertkau (l. infra c.) in der Befruchtungsfrage zu dem Resultat kommt, daß in einigen Fällen eine innerliche Befruchtung nicht ausgeschlossen ist, während in andern nur die Möglichkeit einer nachträglichen Befruchtung der bereits gelegten Eier vorhanden ist, indem nämlich bei einigen Arten die Samentaschen nur eine äußere Öffnung haben, und also nicht mit dem Scheidenapparat in Verbindung stehen. Daß die Öffnung der Samentaschen in die Scheide eben keinen andern Zweck haben kann als die innerliche Befruchtung zu ermöglichen, leuchtet ein.

Wir haben oben gehört, daß die Samentaschen von einem Secret erfüllt sind. Dies Secret stammt von einer zwischen Epigyne, Samentaschen, Uterus und Lunge gelegenen Drüse, welche in den Fig. 19 (Schnitt durch die ganze Drüse + Samentasche), 20 (Schnitt durch ein Drüsenläppchen) und 21 abgebildet ist. Sie stellt eine zusammengesetzte, tubulöse Drüse dar, die im Horizontalschnitt etwa herzförmig erscheint; die Spitze ist zwischen Epigyne (*c* in Fig. 19) und Uterus (*d* Fig. 19) gelegen, während die hintere konkave Seite den Samentaschen, in welche die Ausführungsgänge ausmünden, anliegt. Sie besteht aus etwa sieben Drüsenläppchen, welche von Zellen zusammengesetzt sind, die etwa 3—5mal so lang wie breit sind, und deren große, runde, oder kurzovale Kerne, die meistens unmittelbar an dem Apex der Zelle liegen, die ganze Breite derselben ausfüllen; das Kernplasma ist sehr hell, das Chromatin in mehreren scharf begrenzten, dunklen, rundlichen oder kurz stabförmigen Körnchen angeordnet, deren fast immer mehrere unmittelbar am Rande des Kerns gelegen sind. Die Zellgrenzen lassen sich nur zum geringsten Teil erkennen, weil die ganze Drüse stark von Secret erfüllt ist. Mit Hämatoxylin hat sich das Secret dunkel violettbraun gefärbt. Die Drüsenläppchen öffnen sich in ein gemeinsames Lumen, das wieder mit je einer Öffnung in den beiden Samentaschen ausmündet. Eine direkte Verbindung mit der Epigyne existiert nicht; es kann aber kein Zweifel sein, daß das Secret, welches man häufig in den Epigynen vieler Spinnen findet, und welches oft die Bestimmung der Arten sehr erschwert (z. B. in der Gattung *Argyrodes*), von dieser Drüse stammt. Da die Samentaschen in die Epigyne münden, ist es leicht erklärlich, wie das Secret in die Epigyne hineinkommen kann, ohne daß sie es direkt von der Drüse bekommt.

Muskelfasern in den Wänden dieser Drüse habe ich nicht finden können.

Die Secretion, welche BALBIANI (»Contrib. à l'étude d. secr. épith.« [Arch. d'Anat. micr. I]) in den Genitalien von *Meta* und *Epeira* beobachtet und beschrieben hat, scheint bei *Agelena* zu fehlen, was auch wahrscheinlich war, weil diese Secretion (nach BALBIANI) auch der mit *Agelena* nahe verwandten *Tegenaria* fehlt.

II. Zur Kenntnis der Oocyten von Agelena labyrinthica (L.).

Was die Bildung der Oocyten betrifft, so haben wir schon oben im I. Teil dieser »Studien« hervorgehoben, daß die erste Differenzierung der Oocyten anfängt, während dieselben noch im Stroma gelegen sind. Wir sahen, daß daselbst nicht alle Zellen oder richtiger gesagt Kerne gleich waren; es gab da große, helle und kleinere, dunklere Kerne (Fig. 22). Von ersteren nehmen einige noch mehr an Größe zu, runden sich ab, und das Chromatin zeigt eine Tendenz sich vom Rande zurückzuziehen und in der Mitte, etwa in Ballen angeordnet, sich zu sammeln. Letztere Regel erleidet jedoch viele Ausnahmen, indem es scheint, daß einige dieser Kerne sich in Betreff der Größe schneller und weiter differenziert haben als in Betreff der Anordnung des Chromatins. Diese, die schon als Oocyten erkennbar sind, wandern dann an die Peripherie, legen sich der Wand des Ovariums an (Fig. 23) und machen hier ihre weitere Entwicklung durch. Was nun besonders auffällt, ist die Zunahme der Plasmazone, welche sich um den Kern gebildet hat (Fig. zit.), während das Keimbläschen, welches sich in dem abgebildeten Stadium schon erkennen läßt, längere Zeit anscheinend auf derselben Stufe stehen bleibt. Während es anfangs fast die ganze Oocyte füllt, nimmt es in der folgenden Entwicklung eine Zeitlang, relativ gesprochen, ziemlich rasch an Größe ab, indem der Plasmaleib bedeutend schneller heranwächst. Die rege Nahrungsaufnahme, welche eben zu dieser Zeit stattfindet, wird also vorzugsweise die Vergrößerung des Plasmaleibes zum Zweck haben. Was als Charakteristika der Keimbläschen dieser jüngsten Oocyten angegeben werden kann ist hauptsächlich:

heller als das Ooplasma, meistens wenig scharf und ziemlich unregelmäßig begrenzt mit schwacher oder bisweilen ganz fehlender Membran, vielen unregelmäßigen, wahrscheinlich durch Anlagerung entstandenen Chromatinkörnern, dagegen keine echten, kugelförmigen scharf begrenzten Nucleolen, wie sie in älteren Oocyten vorkommen; solche treten jedoch recht bald auf. Die Chromatinkörner sind ganz unregelmäßig verteilt und oft am Rande gelegen. Das Keimbläschen nimmt eine centrale Lage ein und ist meistens mit einem deutlichen Kerngerüst versehen. — Im Ooplasma dieser sehr jungen Oocyte findet man, entsprechend der lebhaften Nahrungsaufnahme, eine große Menge von Nährpartikeln, die man stellenweise bis an die Grenze des Keimbläschens verfolgen kann, und auf deren Vorhandensein die unregelmäßige Form des Keimbläschens wohl in den meisten Fällen zurückzuführen sein wird. — Als Beispiel von ganz jungen Oocyten vgl. Fig. 24.

In etwas älteren Oocyten und zwar solchen, deren Größe $^1/_3$ bis $^1/_2$ der definitiven Größe reifer Eier beträgt, finden wir die zahlreichen, undeutlich begrenzten Chromatinkörner verschwunden und anstatt deren sind einige wenige runde scharf begrenzte, wohl durch Verschmelzung entstandene Nucleolen aufgetreten, die vielfach zu mehreren dicht beisammenliegen und noch keine Vacuolen zeigen (Fig. 25). Eben diese Kugelnucleolen, wie wir sie zum Unterschiede von den unregelmäßigen Chromatinkörnern nennen können, die wohl auch zum Teil als »Nucleolen« angesehen werden können, sind für die vorliegenden Stadien sehr charakteristisch; sie treten ganz plötzlich auf und zwar anscheinend anfangs als winzige Tröpfchen, die zu größeren zusammenfließen und eine festere Konsistenz annehmen. — Die Nucleolen liegen meistens excentrisch aber nicht ganz randständig. Infolge des Verschwindens der kleinen Chromatinkörperchen erscheint nun das Keimbläschen heller, und seine Begrenzung ist scharf und regelmäßig, indem eine deutliche Membran vorhanden ist. Diese hat eben in den vorliegenden Stadien ihre größte Dicke und Festigkeit erreicht, denn in jüngeren Oocyten ist sie in Bildung, in älteren wieder in Zerfall begriffen, so daß wir sie weder in sehr jungen noch sehr alten Oocyten erkennen können. Pseudopodienartige Fortsätze vom Keimbläschen sind nun sehr selten und nie so deutlich wie vorher, was wohl damit zusammenhängt, daß im Ooplasma weniger Nährpartikel vorhanden sind; letzteres erscheint daher auch mehr homogen.

In noch älteren Stadien ist vor allen Dingen das Undeutlichwerden des Keimbläschens und die Vacuolisierung und schließlich das Verschwinden der Nucleolen charakteristisch. Das Keimbläschen erscheint meistens rund und ganz regelmäßig, so lange noch die Membran vorhanden ist; wenn diese verschwindet, sieht man wie die dunklere Farbe des Ooplasmas von der Grenze des Keimbläschens sich nach und nach nach innen verbreitet, was wohl durch ein allmähliches Mischen von Ei- und Kernplasma herbeigeführt wird, bis schließlich der Nucleolus nur noch von einem ganz unbestimmten helleren Hof oder Ring umgeben ist, oder auch jede Andeutung des früheren Keimbläschens verschwunden ist (Fig. 27). Im typischen Falle sind die Nucleolen, wie gesagt, kugelförmig, vacuolisiert und in geringer Anzahl (1—3) vorhanden. Die Vacuolen, von denen ich an einem Schnitt bis zu 24 gezählt habe, können central wie peripher liegen; die Wände der peripheren Vacuolen erscheinen oft an der Oberfläche des Nucleolus als kleine Erhöhungen, wodurch er ein erdbeerartiges Aussehen bekommt. Die nun vorhandenen Kugelnucleolen sind meistens bedeutend größer als die, welche wir in den vorigen Stadien antrafen; es scheint, daß letztere unter Umständen zerfallen, um sich nachher wieder zu größeren aufzubauen. Da ja auch die letzteren schließlich zerfallen, so kann man von einem zweimaligen Zerfall der Nucleolen sprechen; die zum letztenmal zerfallenden Nucleolen sind an ihrer randständigen Lage zu erkennen, sowie daran, daß sie mehr vacuolisiert sind, und daß das Keimbläschen gleichzeitig undeutlich erscheint. Instruktive Zerfallerscheinungen sind in der Fig. 28 zu sehen und zwar vom letzten, zum Verschwinden führenden Zerfall. Die Bruchstücke scheinen hier eben im Begriff zu sein in das Ooplasma hinauszuwandern. Neben dem Keimbläschen sieht man im Ooplasma einige undeutliche Gebilde, welche höchst wahrscheinlich eben Reste des Nucleolus sind, welche im Eiplasma eine Veränderung, Auflösung, erfahren haben, so daß sie nicht länger als Chromatinkörper sicher erkennbar sind. — In Fig. 26 möchte ich dagegen einen erstmaligen Zerfall vermuten, und zwar weil er hier nicht am Rande des Keimbläschens stattfindet und weil von Vacuolen nur wenig zu sehen ist.

Über spätere Stadien der Oocyten von *Agelena* habe ich leider keine Beobachtungen anstellen können.

Ein Dotterkern kommt bei *Agelena* nicht vor. Zwar gibt Schütz (»Über den Dotterkern«, Bonn 1882 [Dissert.]) an, daß Carus bei *Agelena* einen solchen beobachtet habe. Das ist aber ein Irrtum; in Carus' diesbezüglicher Arbeit (»Über die Entwicklung des Spinneneies« (diese Zeitschrift, Bd. II [1850]) steht keine solche Angabe. — Bertkau (»Über den Generationsapparat der

Araneiden« [Archiv f. Naturg., 1875]) sagt ausdrücklich: »In der Familie der Ageleniden scheint der Dotterkern nur bei *Tegenaria* und *Philoica* vorzukommen.« — Selbst habe ich in den zahlreichen Oocyten von *Agelena*, welche ich untersucht habe, nie einen Dotterkern gesehen.

III. Zur Kenntnis des Eistieles.

Die nachstehenden Beobachtungen über Bau und Bildung des Stieles, mit welchem die Eifollikel an dem Ovarium befestigt sind, beziehen sich hauptsächlich auf *Agelena labyrinthica* (L.). Außerdem habe ich, aber nur unvollständig, *Drassus quadripunctatus* (L.), *Tegenaria domestica* (Cl.) und *Histopona torpida* C. L. K. untersuchen können; der Bau des ausgebildeten Stieles dieser Arten stimmt mit demjenigen der *Agelena* überein, über seine Entstehung kann ich aber nichts angeben.

Der äußeren Form nach ist der Stiel im Querschnitt drehrund, sich nach oben gegen die Oocyte zu erweiternd; bisweilen bemerkt man auch an der Basis eine, aber sehr schwache Erweiterung. Im Verhältnis zur Oocyte ist er in ziemlich jungen Oocyten am größten, indem er bei sehr jungen Oocyten noch am Anfang seiner Bildung ist, bei mittelgroßen seinen größten Umfang erlangt hat und in älteren Oocyten schon in Abnahme begriffen ist. Schon lange bevor die Oocyte reif ist, fängt der Stiel an eine Rückbildung zu erfahren, insofern als die Zellen, welche sein Inneres erfüllten, nach und nach verschwinden, so daß, wenn die Oocyten reif geworden, der Stiel nur noch aus den leeren Häutchen besteht, die sich stark gefaltet haben, weshalb der äußere Umfang des Stieles also vermindert erscheint. Seine Umhüllung besteht aus der Tunica propria, die sich noch weiter über die Oocyte fortsetzt, und der Peritonealhülle, deren Kerne man jedenfalls bei älteren Oocyten an den Seiten des Stieles wahrnehmen kann. Bei jüngeren Oocyten habe ich dagegen diese Kerne an den Seiten des Stieles nicht sehen können; in Fig. 29 z. B. sehen wir deutlich, wie die Kerne der Peritonealhülle an der Basis des Stieles zurückgeblieben sind. Ob dies das Normale ist, kann ich aber nicht sagen.

Wenn der Stiel seine volle Ausbildung erlangt hat, ist er von Plattenepithelzellen aufgebaut, die meistens parallel der Wand des Ovariums gelegen sind (Fig. 29). Ihre Kerne erscheinen an Längsschnitten sehr lang, schmal, zugespitzt und meistens dunkel gefärbt. Wenn auch die quergestellte die normale Lage der Stielzellen ist, und zwar besonders in der Randzone, so beobachtet man doch oft Kerne, die längsgestellt sind. Diese gehören aber nicht mit zu den eigentlichen Stielzellen, sondern es sind entweder Nährzellen, die bestimmt sind durch den Stiel in die Oocyten hineinzuwandern (Fig. 32, 33), oder Zellen, welche zum weiteren Aufbau des Stieles verwandt werden; letztere finden sich am Grunde desselben und sind ebenfalls momentan wandernde Zellen, die man an der ganzen Unterfläche des Stieles finden kann. Die von STUHLMANN (»Reifung des Arthropodeneies«, »Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B.« I [1886]) auf Taf. IX, Fig. 191 (*Epeira*) am Grunde des Stieles dargestellten längsgerichteten Kerne scheinen eben solche für den Stiel selbst bestimmte Zellen zu sein, und ähnliches kann man z. B. in meiner Fig. 31 sehen. Die regelmäßige Anordnung der Stielzellen ist natürlich nur in ausgebildeten Stielen eine ausgeprägte; in jüngeren, sich bildenden, haben die Zellen vielfach noch nicht eine genau geordnete Lage bekommen. Besonders bachtenswert ist es nun, daß, wie man an Querschnitten (Fig. 30) schön erkennen kann, in der Mitte des Stieles ein kernfreier Raum sich findet; die Stielzellen sind also radiär geordnet und ihre Kerne liegen an der vom Centrum abgekehrten peripheren Seite der Zellen. Da die Stielzellen plattenförmig sind, erscheinen sie an Querschnitten (Fig. 30) natürlich runder und breiter als an Längsschnitten (Fig. 29). Wo mehrere solche konzentrische Zellreihen vorhanden sind, sind die Kerne der inneren häufig größer. — Eine solche Anordnung der Stielzellen ist wohl zum erstenmal von LEYDIG in seiner Arbeit über das tierische Ei im unbefruchteten Zustand (»Zool. Jahrbücher«, III [1888]) beschrieben worden; er beobachtete bei *Mygale* und *Phalangium*, daß die Stielzellen kranzförmig einen Hohlraum umschließen, in welchen sich bei *Phalangium* ein dicker plasmatischer Strang hineinsenken soll; dieser Strang wurde jedoch nur am lebenden Ei gesehen und wird bei den echten Spinnen wohl ganz fehlen, jedenfalls sind bis jetzt keine Beobachtungen darüber gemacht. Bei *Mygale* waren die Zellen radiär gestellt, also ähnlich wie wir sie bei *Agelena* beobachtet haben; bei *Phalangium* dagegen sehr hoch zylindrisch und parallel der Längsachse des Stieles gestellt. Ferner hat BALBIANI eine ähnliche Anordnung der Stielzellen bei *Epeira diademata* beobachtet (l. c.). — Wie es aus ganz jungen Eistielen ersichtlich ist, ist dieser kernfreie Raum vom Anfang an da und also keine nachträgliche Bildung. — In mehreren Fällen habe ich sicher beobachtet, daß die Stielzellen, bzw. Kerne, sichtlich kleiner als die benachbarten Keimepithelzellen sind, in andern dagegen sind sie gleich den letzteren. Der erste Fall wird vielleicht auf eine Resorption, Auflösung, zurückzuführen sein.

Fragt man nach der Bedeutung des Stieles, so wird es sofort einleuchten, daß dieselbe in mehr bestehen muß als nur die Oocyten an dem Ovarium festzuhalten; nur dazu wäre ein so großes und kompliziertes Gebilde nicht nötig. Er ist vielmehr ein für die Ernährung der Oocyten wichtiges Organ und zwar teils dadurch, daß seine Zellen von der Oocyte direkt »gefressen« werden und teils durch Erleichterung der Zufuhr von Nährsubstanz aus dem Innern des Ovariums. — Daß Stielzellen als Nahrung für die Oocyte verwertet werden, geht daraus hervor, daß die dem Ooplasma am nächsten liegende Zellreihe häufig ganz undeutlich, verschwommen, erscheint und ihre Kerne in kleinere Brocken zerfallen oder halb aufgelöst zu sein scheinen. Bisweilen findet man solche Kerne, die mit dem einen Ende im Ooplasma stecken, während das andre hinausragt; letzteres ist sichtbar deutlicher und schärfer begrenzt. Dies deutet darauf hin, daß das Ooplasma eine auflösende, »verdauende«, Wirkung auf die Stielzellen ausübt. Häufig ist die dem Ooplasma unmittelbar anliegende Zellreihe durch einen größeren Zwischenraum von der darunter liegenden Reihe getrennt, und besonders an solchen isolierten Reihen sind die Auflösungssymptome deutlich, so daß die Kerne ohne erkennbare Grenzen ineinander übergehen; von Zellgrenzen sieht man überhaupt nichts in den Stielen (nach STUHLMANN wären jedoch solche bei *Epeira* zu erkennen). Vom letzteren Autor wird allerdings eine Resorption der Stielzellen angezweifelt, ohne daß er jedoch triftige Gründe dagegen anführen kann. Aus dem, was oben gesagt ist, scheint mir eine solche unzweifelhaft zu sein.

Außer den Stielzellen selbst bekommt nun die Oocyte durch den Stiel auch andre Nährzellen, die von dem Innern des Ovariums durch den kernfreien Raum des Stieles hineinwandern; dieser Raum dürfte eben in dieser Beziehung seine größte Bedeutung haben. Dies ist vermutlich besonders in jüngeren Stadien der Fall, weil wir da noch im Ovarium solche Zellen finden, die wir als Nährmaterial für die Oocyten ansehen können, während in späteren Stadien deren keines oder wenig mehr vorhanden ist. Erst wenn das Nährmaterial im Inneren des Ovarium verbraucht ist, fängt die Oocyte ernstlich an, die Stielzellen aufzulösen und zu resorbieren. — In Fig. 32 haben wir eine ältere Oocyte mit charakteristischen Ernährungserscheinungen dargestellt. Die oberen Kerne des Stieles sind sehr verschwommen, und in dem kernfreien Raum, nahe dem Ei, sehen wir vier bis fünf fremdartig aussehende Kerne, die gewiß hineinwandernde Nährzellen sein werden. Quer durch den Stiel eine offene Straße, in welcher man rechts ebenfalls eine wandernde Zelle sieht. Ferner ist in Fig. 33 ein schönes Beispiel von Nährzellen, deren wir drei Stück (×, rundlicher, größer, heller als die Stielzellen) am Grunde des kernfreien Raumes sehen.

Von dem Aussehen des Stieles in reifen Oocyten haben wir in Fig. 34 ein instruktives Bild. Er erscheint nun fast ganz leer; nur einige wenige, vereinzelt daliegende Kerne sind bisweilen vorhanden, bisweilen fehlen auch sie. Diese, die meist groß, hell, wenig chromatinreich erscheinen, sind gewiß nur einwandernde Nährkerne. Dadurch, daß nicht nur die eigentlichen Stielzellen, sondern auch ein Teil der benachbarten Keimepithelzellen verschwunden sind, hat sich unter der Oocyte ein großes Loch gebildet, durch welches die Oocyte von der Tunica propria, unter Nachgiebigkeit ihrer inneren Haut, in das Ovarium hineingepreßt wird, in ähnlicher Weise, wie LEUCKART bei *Pentastomum* beobachtet hat (»Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen«, Leipzig 1860). — Daß nicht nur die eigentlichen Stielzellen und die Stromazellen als Opfer der Oocyten fallen, sondern auch einige Keimepithelzellen, ist ja schon aus dem Grunde erklärlich, daß eine besondere Abgrenzung zwischen Stiel- und Keimepithelzellen nicht existiert. Es werden wohl Epithelzellen nach und nach in den Stiel hineingezogen werden, um die daselbst entstandenen Lücken auszufüllen. Daß Keimepithelzellen als Nahrung verwertet werden, wurde schon von BERTKAU l. c. vermutet, indem er schreibt: »Neben den feinen Dottermolekeln treten nun auch größere, helle Kugeln auf, zunächst am Stielpol, von wo sie allmählich das ganze Ei ausfüllen. Dieselben stammen wahrscheinlich von den umgebenden Zellen des Ovariums, die also nach dem herrschenden Sprachgebrauch Dotterbildungszellen oder besser Einährzellen sind. Obwohl der direkte Beweis für diese Ansicht nicht geliefert ist, so gewinnt dieselbe doch sehr an Wahrscheinlichkeit durch die Überlegung, daß die Epithelzellen in weit größerer Zahl vorhanden sind, als sich nachher Eier entwickeln, daß die einem Ei benachbarten Epithelzellen schwinden, und endlich daß die Kugeln zuerst am Stielpol auftreten.«

Was die Bildung des Stieles betrifft, so erfolgt diese in der Weise, daß aus dem Stroma Kerne gegen die Peripherie hinwandern und sich da den jungen Oocyten anlagern. Der weitere Aufbau des Stieles erfolgt dann durch Vermehrung dieser angelagerten Zellen.

Marburg, im Februar 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

(Wo nichts andres angegeben, sind die Figuren von *Agelena.*)

Fig. 1. Sagittalschnitt vom Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. *Ausf.g*, Ausführungsgang; *D*, Dotter; *Lg*, Lunge; *m*, Muskel; *Gen*, Genitalanlage; *Fl.m*, Flügelmuskeln des Herzens; *Spl*, splanchnisches Blatt; *Rct*, Rectalblase; *Sp.w*, Spinnwarzen; *c*, Herz. Oc. 1, Obj. 3 (Leitz).

Fig. 2. Horizontalschnitt vom Embryo desselben Stadiums. Vergrößerung und Buchstaben wie Fig. 1.

Fig. 3. Querschnitt, um die Ausführungsgänge zu zeigen. *m*, Bauchlängsmuskeln; *c*, Herz. Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Genitalanlage desselben Stadiums. Oben die Peritonealhülle sichtbar. Oc. 3, Obj. 5.

Fig. 5. Querschnitt durch den Genitalstrang, um die Befestigung an dem splanchnischen Blatt zu zeigen. *Per*, Peritonealhülle; *Spl*, splanchnisches Blatt; *D*, Dotter; *Gen*, Genitalanlage. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Genitalanlage hinter der Mitte. Oben sieht man die Peritonealzellen sich eben anlagern, unten sind zwei bis drei solche erkennbar. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 7. Querschnitt durch die beiden Genitalstränge. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 8. Längsschnitt von der Anlage des Ausführungsganges. Oc. 3, Obj. 5.

Fig. 9. Schematisches Bild von dem Genitalstrang eines schon als ♂ erkennbaren Tieres des ersten postembryonalen Stadiums. *Hod*, Hoden, *Rct*, Rectum; *m*, Bauchlängsmuskeln; *Ausf*, Ausführungsgang. Oc. 3, Obj. 3.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein Ovarium nahe der Rectalblase. Dasselbe Stadium. Comp.-Oc. 6, Ölimmersion 2 mm.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Hoden nahe der Rectalblase. Vergrößerung wie Fig. 10.

Fig. 12. Längsschnitt durch einen Hoden in der Mitte des Abdomens. In der Anschwellung Andeutung eines Lumens und des Stromas. Vergrößerung wie Fig. 10.

Fig. 13. Längsschnitt durch den Ausführungsgang im zweiten postembryonalen Stadium. Lumen sichtbar. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 14. Querschnitt durch das Ovarium weit vorn. Das vierte postembryonale Stadium. *per*, Peritonealhülle. Im inneren Stroma seitlich zwei Eier. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 15. Schnitt durch das Scheidensystem im vierten postembryonalen Stadium. *S.b*, Scheidenbucht; *S.g*, Scheidengang; *Ut*, Uterus; *Lg*, Lunge; *S*, Scheide; *S.t*, Samentasche.

Fig. 16. Schematisches Bild des Scheidensystems des erwachsenen Tieres. *m*, Membran. Sonst wie Fig. 15.

Fig. 17. Schematisches Bild von Samentasche und Samenkanal. *S.k*, Samenkanal; *Ep*, Epigyne; *m*, Öffnung der Epigyne; *n*, Mündung der Drüse. Oc. 3, Obj. 5.

Fig. 18. Querschnitt durch die Membran zwischen Uterus und Scheidensystem. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 19. Horizontalschnitt durch die in den Samentaschen ausmündende Drüse. *a*, Wand der Samentasche; *b*, Sekretmasse; *c*, Wand der Epigyne; *d*, Wand des Uterus. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 20. Horizontalschnitt eines einzigen Drüsenläppchens. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 21. Horizontalschnitt weiter dorsalwärts durch dieselbe Drüse. Oc. 1, Obj. 5.

Fig. 22. Stück des Stroma, mit zwei Eizellen. Comp.-Oc. 6, Immers. 2 mm.

Fig. 23. Stück des Stroma, mit einer an der Peritonealhülle gelegenen Eizelle. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 24. Ziemlich junges Ei. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 25. Etwas älteres Ei (zweite Stadiengruppe). Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 26. Noch älteres Ei, mit erstmaligem Zerfall des Nucleolus. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 27. Typischer Kugelnucleolus älterer Stadien. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 28. Letztmaliger Zerfall des Nucleolus. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 29. Etwas schematisiertes Bild, um das Verhältnis zwischen Tunica propria (*t.pr*), der Peritonealhülle (*per*) und dem Ei zu zeigen. Oc. 3, Oc. 7.

Fig. 30. *Drassus quadripunctatus.* Querschnitt vom Stiel eines jungen Eies. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 31. Längsschnitt durch einen sich bildenden Stiel. Bei *c* sich anlagernde Stromazellen. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 32—33. Längsschnitte von den Stielen, um die Einwanderung der Nährzellen zu zeigen. Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 34. *Drassus quadripunctatus.* Querschnitt vom Stiel eines alten Eies.

Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen.

Von

J. Wilhelmi.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXIX und XXX.

Die Planariden sind schon sehr oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen; auch speziell über ihre Excretionsorgane, wie überhaupt der Platoden, besteht bereits eine ziemlich umfassende Literatur. Da aber die bisherigen Untersuchungen über die Excretionsorgane der Planariden fast ausschließlich am lebenden Material angestellt wurden und somit zum Teil unsichere Resultate liefern, so erschienen erneute eingehende Untersuchungen dieses Organsystems wünschenswert.

Alle Autoren heben die Schwierigkeit der Untersuchung des Gefäßapparates der Planariden hervor. Die Konservierungen gelangen nie derart, daß an Schnittpräparaten ein eingehenderes Studium der Excretionsorgane möglich war; nicht viel mehr Erfolg hatte man mit der Untersuchung am lebenden Material nach der sogenannten Quetschmethode.

Die Resultate der bisherigen Untersuchungen fasse ich nun in einer historischen Übersicht zusammen, um ein klares Bild von dem gegenwärtigen Stand der Frage nach dem Bau und der Funktion der Excretionsorgane der Süßwassertricladen zu geben; freilich bin ich dabei genötigt, manches schon andern Orts Zitierte wiederholen zu müssen.

Historische Übersicht.

Nachdem im Jahre 1879 BÜTSCHLIS Mitteilung über den excretorischen Gefäßapparat der Trematoden erschienen war, wandte man dem Excretionsgefäßsystem der Plathelminthen größere Aufmerksamkeit zu. Noch in demselben Jahre wies KENNEL (1879) bei Süßwasser- und Landtricladen ein Excretionsgefäßsystem nach, allerdings nur an lebendem, frischem Material. Er beschrieb bei *Planaria lactea* Kanäle, die auf der rechten und linken Seite unter der Rückenfläche herliefen. »Die vor KENNEL angestellten Untersuchungen müssen,« wie HALLEZ und CHICHKOFF (1892) sagen, »trotz der Bestätigung einiger Forscher als zweifelhaft angesehen werden, da die Beobachter jedenfalls die im Parenchym vorkommenden hellen Räume oder andre Organe irrtümlich für Excretionsorgane gehalten haben.« Solche Irrtümer sind in der Tat bei Untersuchungen am lebenden Material leicht möglich, da parallel mit den Hauptkanälen des Wassergefäßsystems die beiden Nervenstämme und die Oviducte verlaufen. So verfiel z. B. DUGÈS (1828) in diesen Irrtum, indem er offenbar die Oviducte für die Seitenstämme des »système circulaire« ansah. 1854 hatte MAX SCHULTZE ein Wassergefäßsystem bei den Polycladen gefunden, doch wurde dasselbe später von keinem Forscher wieder aufgefunden. Man leugnete daher entschieden die Existenz eines Wassergefäßsystems bei den Polycladen (KEFERSTEIN [1868], MINOT [1877], HALLEZ [1879], LANG [1881]). 1884 erkannte dann LANG aber doch mit Sicherheit, daß die Polycladen ein Wassergefäßsystem besitzen. Bezüglich der älteren Angaben sagt LANG (1884), daß die Beobachtungen von DUGÈS (1828), MERTENS (1832) und BLANCHARD (1847) über ein Circulationssystem, diejenigen von MINOT (1877) über von ihm sogenannte Balkenstränge und von MOSELEY (1874) über ein »primitiv vascular system« sich nicht auf das wirkliche Wassergefäßsystem beziehen. Diesen Irrtum der genannten Autoren, die das Wassergefäßsystem mit dem Nervensystem verwechselten, erkannte LANG bei der Untersuchung einer sehr durchsichtigen Art, *Planocera Graffii* Lang. Schon 1848 hatte O. SCHMIDT bei *Mesostomum Ehrenbergii* den Gefäßapparat richtig erkannt; ebenso VAN BENEDEN (1870) bei *Macrostomum*; auch v. GRAFF (1873) bestätigte später die Befunde O. SCHMIDTS. Auf andre Untersuchungen über die Excretionsorgane der Rhabdocölen kann ich hier nicht eingehen, sondern verweise auf die Turbellarienmonographie v. GRAFFS (1882. I. Rhabdocoelida). Auch bei Süßwassertricladen fand schon 1860 O. SCHMIDT ein Wassergefäßsystem, doch läßt sich nicht viel ersehen aus der kurzen Angabe: »Von dem Wassergefäßsystem habe ich immer nur kurze Strecken erkannt und leider ist es mir nie gelungen, die einfache nicht kontraktile Öffnung aufzufinden, die SCHULTZE in der Nähe des hinteren Körperendes sah.« Auch bei einigen marinen Tricladen fand O. SCHMIDT (1861) ein Gefäßsystem: bei *Cercyra hastata* soll dasselbe, wie bei Rhabdocöliden, durch eine becherförmige kontraktile Öffnung nahe am Hinterende des Tieres nach außen münden.

Wie schon erwähnt, erkannte also v. KENNEL (1879) mit Sicherheit zuerst richtig den Gefäßapparat der Tricladen. Er fand zwei Hauptstämme, die in der Kopfgegend Schlingen bilden und hier und da mit bewimperten Zellen versehen sind. Nachdem dann durch die Arbeiten FRAIPONTS (1880) und PINTNERS (1880) das Wassergefäßsystem der Cestoden und Trematoden bekannt geworden war, erschienen noch im selben Jahre (1880) die Arbeiten LANGS und FRANCOTTES über die Tricladen, denen dann die Arbeiten IIJIMAS (1884) und CHICHKOFFS (1892) folgten. Bezüglich der übrigen Literatur (VEJDOVSKÝ, HALLEZ, SCHNEIDER, BÖHMIG) verweise ich auf die Angaben CHICHKOFFS (1892). Dagegen halte ich es für nötig, ein Résumé der Ergebnisse der vorher erwähnten vier wichtigsten Untersuchungen, LANGS, FRANCOTTES, IIJIMAS und CHICHKOFFS zu geben.

Nach LANG gleicht das Excretionsgefäßsystem der marinen Tricladen (*Gunda*) im wesentlichen dem der Trematoden und Cestoden, indem es aus denselben Elementen, aus den großen anastomosierenden Kanälen, den feinen nicht anastomosierenden Excretionskapillaren und den Wimpertrichtern besteht. Zwei große Kanäle laufen über dem Darm dorsal, zwei unter dem Darm ventral. Die dorsalen bilden Knäuel und senden Äste an die dorsale Körperoberfläche, durch die sie sich nach außen öffnen. Die Wimpertrichter sind konisch an der Basis geschlossen und in ihren Wandungen liegen Vacuolen, die von Zeit zu Zeit ihren Inhalt in den Hohlkegel ergießen. LANG glaubt auch Wimpertrichter im Darmepithel gefunden zu haben und nimmt an, daß dieselben überhaupt entodermaler Natur seien, indem er die im Parenchym liegenden Wimperzellen als Zellen des Darmepithels ansieht, die sich aus ihrem Verbande herausgelöst haben und in das Mesenchym gewandert sind. Später hat LANG (1903) diese Auffassung als irrig erkannt, wie aus seinen »Beiträgen zu einer Trophocöltheorie« hervorgeht.

Nach FRANCOTTE (1880) anastomosieren bei *Polycelis nigra* die Hauptkanäle miteinander, so daß ein maschenförmiges Netz sich im ganzen Körper ausbreitet. Was die Ausmündungen betrifft, so sagt FRANCOTTE: »Ils (les canaux principaux) arrivent en contact avec l'épithélium, comme le montre la figure 8; il est donc probable, qu'ils débouchent en dehors. Dans cette hypothèse il existerait des foramina secundaria, fait signalés par FRAIPONT chez plusieurs espèces de Cestodes. Ce fait est d'autant plus probable, que LANG a constaté chez un Triclade marin (*Gunda segmentata*), que les gros canaux s'ouvraient à l'extérieur par un grand nombre d'orifices, situés du côté de la face dorsale. Dans toute l'ententue de ces canaux, on aperçoit une ligne ondulatoire continue, animée d'un mouvement serpentiforme. Cette ligne vibrante est formée par une lame vibrante tapissant l'intérieur de ces canaux.« Die Kanäle liegen nach FRANCOTTE im Körperparenchym in zwei Ebenen, und zwar soll in den dorsalen Kanälen eine Strömung von hinten nach vorn und in den ventralen Gefäßen von vorn nach hinten stattfinden. Die Verzweigungen der Hauptkanäle endigen mit konischen Wimpertrichtern, deren Boden von einer mit einem Kern versehenen Zelle gebildet wird.

IIJIMA (1884) bestätigt bei den Süßwasser-Dendrocölen im wesentlichen die LANGschen Befunde bei *Gunda* hinsichtlich des Excretionsgefäßsystems. Er stellte seine Untersuchungen hauptsächlich an lebenden jungen Exemplaren von *Dendrocoelum lacteum* an. Die dorsal verlaufenden beiden Hauptstämme bilden eine Commissur vor den Augen. Auch IIJIMA nimmt an, daß sie auf der Rückenseite nach außen münden, und zwar mit annähernd paarigen, nicht genau segmental angeordneten Öffnungen, deren Zahl nicht festzustellen war. Hauptgefäße an der Bauchseite fehlen. Die seitlichen Hauptgefäße teilen sich oft, um sich dann bald wieder zu vereinigen. Hinter den Augen teilen sie sich stets in zwei Stämme, von denen der eine rechts, der andre links um das Auge läuft. Die sich abzweigenden kleineren Gefäße zeigen zeitweise eine Flimmerung, verästeln sich zu Capillaren und endigen dann mit Wimpertrichtern; IIJIMA nimmt mit LANG an, daß die Wimpertrichter an der Basis geschlossen sind.

Die neueste Arbeit, in der die Excretionsorgane der Dendrocölen genauer beschrieben sind, ist die CHICHKOFFS (1892): »Recherches sur les *Dendrocoeles* d'eau douce.« Nach CHICHKOFF besteht der Gefäßapparat bei *Planaria lactea* (= *Dendrocoelum lacteum*) aus zwei dorsalen anastomosierenden Hauptstämmen und einem feinen mit ihm verbundenen Kanalnetz. Einige Kanäle steigen in die Tiefe und in der Höhe der Vereinigung der drei Darmäste dringen zwei große Kanäle, die sich von den Hauptstämmen abzweigen, in den Pharynx, in dem sie sich verästeln. Die Verästelungen anastomosieren und bilden ein wohlentwickeltes Netzwerk. Bei *Planaria montana* (= *Planaria alpina*) finden sich ebenfalls zwei Hauptstämme, während das Netzwerk der feinen Kanäle fehlt. Die Hauptstämme sowie deren anastomosierende Verästelungen sind im Innern mit Wimperflammen versehen. Flimmertrichter stehen mit den Hauptkanälen durch kurze Kanälchen in Verbindung. Von jedem Hauptstamm zweigt sich ein Ast ab, der sich gabelt und in den Pharynx eintritt. Im Pharynx liegen also vier Hauptkanäle, die sich stark verästeln, so daß ein Netzwerk entsteht, mit dem ferner Wimpertrichter durch kleine Kanälchen in Verbindung stehen. Was die Ausmündung der Hauptstämme betrifft, so hat CHICHKOFF weder am lebenden Material noch auf Schnittpräparaten solche auffinden können, und er kommt daher zu folgendem Schlusse: »Il est très probable que le système excréteur communique avec le dehors par l'intermédiaire des canaux, qui se rendent dans le pharynx.«

Auffallend ist es, daß in vielen andern histologischen Arbeiten über Tricladen überhaupt nichts von den Excretionsorganen erwähnt wird. Ebenso ist in den Regenerationsarbeiten über Tricladen die Regeneration des Excretionsgefäßsystems immer unberücksichtigt gelassen worden. Als einzigste Angabe hierüber fand ich die STEVENS (1900): »Die Excretionskanäle scheinen durch Differenzierung der Parenchymzellen und deren Anfügung an die übriggebliebenen Excretionskanäle zu entstehen.«

Die untersuchten Arten.

Die bei Marburg vorkommenden Tricladen, die ich untersuchte, waren folgende:

Dendrocoelum lacteum Oe.
Planaria alpina Kennel.
Planaria gonocephala Dugés.
Planaria torva Max Schultze.
Polycelis nigra Ehrbg.

Von den genannten Planariden fanden sich die Gattungen *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria torva* und *Polycelis nigra* sehr zahlreich in dem Teiche des botanischen Gartens zu Marburg. *Planaria alpina* und *Planaria gonocephala* fanden sich, ebenfalls zahlreich, in den sich zur Allna, einem Nebenflusse der Lahn, vereinigenden Bächen. Genauere Angaben über Fundorte, die Zucht in Aquarien usw. finden sich in meiner schon erwähnten Arbeit (1904). In erster Linie stellte ich meine Untersuchungen an *Dendrocoelum lacteum* an.

Untersuchungsmethoden.

Die früher fast ausschließlich angewandte Quetschmethode (1884 IIJIMA p. 360) wandte ich bei meinen Untersuchungen an und prüfte die Resultate der früheren Untersuchungen nach. Ich fand auch die Haupt- und Nebenstämme und Wimpertrichter auf. Ausführungsgänge konnte ich mit Sicherheit nur hinter den Augen konstatieren. Da bei der Untersuchung der lebenden Tiere, die unter dem Deckgläschen durch Wegsaugen des Wassers einem ziemlich starken Druck ausgesetzt werden, infolge der Dicke des Objekts, der Pigmentierung, der ständigen Kontraktionen und Verzerrungen, und infolge der Unübersichtlichkeit bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen, keine Resultate zu erzielen waren, die eine Erweiterung und Vervollkommnung der gewissenhaften Untersuchungen LANGS und IIJIMAS hätten bieten können, wandte ich mich dann ausschließlich der Schnittmethode zu. Ich konservierte zuerst nach den Angaben LANGS und IIJIMAS mit Quecksilberchlorid und erzielte auch mehr oder weniger brauchbare Präparate, doch eigneten diese sich nicht zu einem erfolgreichen Studium der Excretionsorgane. Versuchsweise wandte ich nach derselben Methode andre Konservierungen an, wie HERMANNsche, MÜLLERsche, ZENKERsche Lösung, Sublimatalkohol, Eisessig-Sublimatalkohol u. a., jedoch ohne befriedigende Erfolge. Der das Tier einhüllende Schleim muß offenbar die Konservierung erschweren, und ich zog daher in Erwägung, daß an den Mißerfolgen weniger die Konservierungsflüssigkeit als die Methode schuld sein könnte. Überschüttet man nämlich die Tiere nach der LANG- und IIJIMAschen Methode, während sie fast ohne Wasser am Boden eines Tellers hinkriechen, plötzlich mit einer heißen Flüssigkeit, so kann man beobachten, wie sie sich mit Hilfe des an der Bauchseite besonders reichlich ausgeschiedenen Schleimes und mit den am Körperrande stehenden Klebdrüsen krampfhaft am Boden festhalten. Es ist begreiflich, daß derartige Konservierungen unvollkommen sein müssen.

Ich versuchte daher die Tiere so zu konservieren, daß die Flüssigkeit möglichst schnell von allen Seiten eindringen könnte und verfuhr dabei folgendermaßen: Die Tiere wurden mit einem Pinsel oder Spaten einzeln aufgenommen, und wenn sie sich zum Kriechen ausstreckten, in fast siedend heiße ZENKERsche Lösung geworfen. Hier blieben sie je nach ihrer Größe 10—30 Minuten, kamen dann kurze Zeit in Wasser, je 4—6 Stunden in 40%igen Alkohol, der öfters erneuert wurde, dann je nach Bedürfnis 6—12 Stunden in Jodalkohol, und schließlich in 96%igen Alkohol. Es ist dies Verfahren bedeutend kürzer als das von IIJIMA angegebene, und ich glaube beobachtet zu haben, daß ein längeres Liegen im Wasser (zur Entfernung des Sublimats) sowie in schwachen Alkoholen die Objekte schädigt. Der Erfolg der vorher erwähnten Konservierungsmethode war günstig. Auch mit LANGscher Lösung, Sublimat, Sublimatalkohol, Eisessig-Sublimatalkohol erzielte ich gute Resultate. Für *Dendrocoelum* wandte ich am erfolgreichsten ZENKERsche Lösung an, während für *Planaria alpina* Sublimatalkohol sich am besten bewährte. Da für Untersuchungen der Excretionsorgane die Konservierungsmethoden von größter Wichtigkeit sind, möchte ich hier noch auf die CHICHKOFFsche Konservierung (1892) eingehen, die genannter Autor für einen Fortschritt gegenüber dem LANGschen und IIJIMAschen Verfahren hält. So urteilt CHICHKOFF über letzteres: »Le plus grand désavantage de ces deux méthodes consiste en ce que l'animal meurt, soit recourbé, soit complètement déformé.

Ces circonstances m'engagèrent à chercher un autre liquide, qui, tout en tuant l'animal instantanément, pût lui conserver sa forme naturelle et fixer ses éléments constitutifs de manière à les laisser intacts dans les opérations ulterieures.

Après quelque temps de recherches et de tâtonnements, je crois y avoir réussi. . . . . . Le liquide employé a presque la même constitution que celui de LANG; j'ai employé les mêmes substances mais en modifiant profondément les proportions et en y ajoutant un nouvel élément, l'acide nitrique. . . . . .

On prend avec un spatule l'animal, que l'on veut fixer, en y laissant une goutte d'eau; puis, au moment, où il se met en mouvement, par un coup sec contre le bord du godet, on le jette dans le réactif. L'animal meurt subitement sans aucune contraction et régulièrement étendu.« Daß nun CHICHKOFF die Güte der Konservierung nicht in der Methode, sondern in der Zusammensetzung der Flüssigkeit sieht, geht deutlich aus folgenden Worten hervor: »Les avantages les plus évidents de cette méthode sont les suivants: Tout d'abord l'animal tué par mon liquide conserve parfaitement sa forme naturelle, de sorte que l'on peut obtenir une série complète de coupes horizontales, résultat que l'on n'atteindra ni par la liqueur de LANG, ni par le bichlorure de mercure......«

Ob die von CHICHKOFF empfohlene Konservierung von solchem Werte ist kann ich nicht beurteilen; ich habe sie nicht versucht. Zum Studium der Excretionsorgane scheint sie mir jedenfalls ungeeignet, da sonst wohl kaum die zahlreichen Ausführungsgänge des Wassergefäßsystems von CHICHKOFF (1892) hätten übersehen werden können. Auch die einzigste von CHICHKOFF nach einem Schnittpräparat gegebene Zeichnung eines Wassergefäßes (Taf. XVIII, Fig. 42) spricht nicht für die Güte der Präparate, bzw. der Konservierung.

Diejenigen Tiere, die sich bei der Konservierung nicht gestreckt erhielten, verwandte ich zu Sagittalschnitten. Querschnittserien von mehreren Tausend Schnitten fertigte ich von der Dicke von 4—10 μ an, Frontal- und Sagittalschnittserien von der Dicke von 7—12 μ.

Bau und Verlauf der Hauptstämme und ihre Ausmündung.

Der Bau und Verlauf der Hauptstämme ist bereits eingehend beschrieben worden. Die Befunde LANGS, IIJIMAS, VEJDOVSKÝS u. a. kann ich, auch am lebenden Material, in der Hauptsache bestätigen. Bei den fünf von mir untersuchten Arten fand ich auf der rechten und linken Seite dorsal die beiden Hauptstämme, die sich vielfach verzweigen und wieder vereinigen. Sie durchlaufen den Körper in seiner ganzen Längsrichtung. Hinter den Augen teilen sie sich, vereinigen sich dann wieder und kommunizieren unter mehrfachen Verästelungen vor den Augen. Die schon erwähnten hinter den Augen liegenden inneren Verzweigungen kommunizieren nicht; sie scheinen je einen kleinen rückwärts laufenden Ast zu entsenden. Diese regelmäßige Verästelung der Hauptstämme hinter den Augen hat auch VEJDOVSKÝ (1882) für *Planaria albissima* (nov. spec.) beschrieben. Überhaupt gleicht der Bau der Hauptstämme dieser Planarie, wie schon IIJIMA (1884) zeigte, im wesentlichen dem vom *Dendrocoelum*. Auch CHICHKOFF (1892) beschreibt die vorher erwähnte Commissur und Verästelung vor den Augen, und zwar wird, nach seinen Angaben, die Kopfgegend von einem Netzwerk von Kanälen nach allen Richtungen durchsetzt, »das nichts andres als die Vereinung der beiden Seitenstämme darstellt«. Von den Hauptstämmen sollen sich die Kanäle des Netzwerkes nur durch den geringeren Durchmesser unterscheiden. Auf Fig. 38, Taf. XVII und Fig. 40, Taf. XVIII gibt

Cchichkoff ein Schema des den Kopf durchsetzenden Kanalnetzes. Eine derartig starke Ausdehnung des Netzes habe ich nie beobachtet, wohl aber eine Verästelung in vier bis sechs Kanäle, die aber ziemlich nahe beieinander verlaufen.

Über die Verästelungen und Wiedervereinigungen, die bei den beiden Seitengefäßen, den Hauptgefäßen, auftreten, suchte ich mir Klarheit zu schaffen in der Annahme, daß hier jedenfalls eine gewisse Regelmäßigkeit vorliegen müsse. Zu diesem Zwecke fertigte ich lückenlose Querschnittserien an. Was nun die Auffindung der Wassergefäße auf Querschnitten betrifft, so sagt Iijima (1884): »Wohl gelingt es, ebensowohl bei *Planaria polychroa*, wie bei *Polycelis tenuis*, die Hauptgefäße auf Schnitten aufzufinden, aber es geschieht im ganzen nur selten und nur nach äußerst sorgfältigem Aufsuchen. Günstiger verhält sich in dieser Hinsicht *Dendrocoelum lacteum*, bei dem die Hauptgefäße eine größere Stärke (von 0,2 mm) erreichen, so daß man den allgemeinen Verlauf derselben ohne größere Schwierigkeiten verfolgen kann.«

Größer noch als bei *Dendrocoelum* fand ich die Gefäße bei *Planaria torva.* Bei allen fünf von mir untersuchten Arten konnte ich auf jedem Querschnitt die Hauptgefäße nachweisen, wenn nicht eine Verletzung an der betreffenden Stelle es unmöglich machte. Schwierig ist die Auffindung der Gefäße bei *Polycelis nigra*, doch gelang es mir nach einiger Übung, auch hier stets die vielfach verästelten Hauptgefäße nachzuweisen, wenngleich ihr Durchmesser ein sehr geringer ist und ihre Konturen aus der wabigen Struktur des Mesenchyms nur schwer herauszuerkennen sind. Fig. 3, Taf. XXIX zeigt die Gefäße einer Seite bei *Polycelis nigra.*

Die genaue Zahl der Verästelungen festzustellen, erwies sich als nicht möglich. Ich zeichnete von jedem Querschnitt genau die Lage und Verästelungen der Gefäße auf, fand sie auf der einen Seite bald in der Ein- oder Zweizahl, bald zu vieren oder fünfen und auf der andern Seite wieder verschieden auf. Eine gewisse Regelmäßigkeit ließ sich wohl insofern nachweisen, als auf jede stärkere Verästelung und Knäuelbildung eine Vereinigung zu ein bis zwei Stämmen folgte. Untersucht man bei dem lebenden Tier die Hauptstämme, die hier durch ihren Inhalt sowie durch den Druck des Deckgläschens ziemlich gespannt sind, so bemerkt man, daß sie bei den ständigen Kontraktionen des Tieres fortwährend Gestalt und Lage ändern. Da nun die Gefäße bei der Konservierung in allen möglichen Formen festgehalten werden, so muß das Bild derselben auf Schnitten immer wieder ein andres bezüglich der Zahl und Form der Gefäße sein. Es werden also weder das rechte noch linke verzweigte Hauptgefäß ein und desselben Tieres und noch viel weniger die Hauptgefäße verschiedener Individuen auf Schnittserien bezüglich der Zahl, Lage und Form gleiches Aussehen haben. So können je nach der Kontraktion die Gefäße einer Seite zwei- bis fünf- oder sechsmal getroffen sein auf einem Schnitte; ein eigentlich längslaufendes Stück eines Kanals, das durch Verschiebung in horizontale Lage gekommen ist, wird dann auf einem Querschnitt länglich oval aussehen oder wird, wenn es gewunden läuft, mehrmals getroffen. Daß nun außerdem auch bei Serien von 1500—2000 Schnitten hier und da Verletzungen und Fehler vorkommen, ist wohl kaum zu vermeiden. Eine genaue Ermittlung der Verzweigung ist also nicht möglich gewesen, gehört jedenfalls auch nicht zu den wichtigsten Fragen der Untersuchung. So ist es auch LANG (1881), wie er selbst angibt, trotz aller darauf verwandten Mühe nicht gelungen, den Verbreitungsbezirk der Wassergefäße bei *Gunda segmentata* zu überschauen; seine Angaben stützen sich auf zahlreiche Skizzen, die er durch die Untersuchung von etwa 500 lebenden Tieren gewonnen hat.

Auch CHICHKOFF (1892) beschreibt den Verlauf der Hauptgefäße in der Hauptsache so, wie die vorhergenannten Autoren. Eine derartige Stärke und Ausdehnung, sowie eine derartige Ausfüllung des ganzen Körperparenchyms durch sie, wie sie CHICHKOFF auf Fig. 38 darstellt, kann ich nicht bestätigen. Die wohl vielfach sich verästelnden Hauptstämme nehmen, entgegen den Angaben CHICHKOFFS eine ganz bestimmte symmetrische Lage auf der rechten und linken Rückenseite ein. Die auch in der Mitte der Rückenfläche von CHICHKOFF auf Fig. 38, Taf. XVII angegebenen zahlreichen starken Gefäße habe ich nicht gefunden; im Gegensatz hierzu fand ich auf sagittalen Medianschnitten niemals ein Gefäß (ausgenommen die Commissur im Kopfe), wodurch bewiesen ist, daß weiter keine Commissuren zwischen den seitlichen Gefäßen existieren. Nach den CHICHKOFFschen Zeichnungen kann überhaupt kaum noch von zwei seitlichen Hauptgefäßen die Rede sein, da er ein das ganze Körperinnere durchsetzendes Kanalnetz darstellt.

Derartige Verhältnisse, daß nämlich die Hauptgefäße anastomosieren und ein maschenförmiges Netz bilden, beschreibt FRANCOTTE (1880) für *Polycelis nigra.* Auf Querschnitten fand ich selbst oft diese starke Ausbreitung und größere Anzahl der Gefäße auf der ganzen Rückenfläche. Genaueres hierüber kann ich nicht angeben, da ich *Polycelis nigra* nicht näher untersucht habe, sondern immer in erster Linie *Dendrocoelum lacteum* untersucht habe. Der von mir auf Fig. 1, Taf. XXIX wiedergegebene Querschnitt von *Dendrocoelum lacteum*, dessen Größenverhältnisse ebenso wie die aller andern Zeichnungen (ausgenommen die schematischen Zeichnungen Fig. 9 u. 22, Taf. XXX) mit Hilfe des Zeichenapparates genau den Objekten entsprechend wiedergegeben sind, gibt Aufschluß über Größe, Verästelung und Zahl der Hauptstämme.

Größere Gefäße auf der Bauchseite fehlen, wie auch schon Iijima angegeben hat. Chichkoff kam zu folgendem Resultate (bei *Dendrocoelum lacteum*): »Quelques-uns de ces gros canaux descendent dans la profondeur et se perdent sur une certaine longueur de leur parcours, pour réapparaître plus loin (Fig. 38 *c*, *d*, *p*). Un réseau pareil à celui qui dessert la face dorsale se retrouve jamais sur la face opposée; ce sont ces canaux pénétrant dans la profondeur, qui recevront par des fins canalicules, les produits d'excrétion de cette partie du corps.«

Kleinere Gefäße, die in die Tiefe gingen, fand ich auf Schnitten sowohl am Vorder- wie am Hinterende des Tieres (Taf. XXX, Fig. 20). Große in die Tiefe gehende Kanäle, sowie überhaupt große Gefäße auf der Bauchseite fehlen.

Lang beschreibt bei *Gunda segmentata* Hauptgefäße an der Bauchseite. Auf Schnitten gelang es aber Lang weder diese noch die Rückengefäße aufzufinden. Ein sicherer Nachweis der Gefäße der Bauchseite ist also auch bei *Gunda* nicht erbracht.

Im Pharynx fehlen nach Iijima bei *Planaria*, *Dendrocoelum*, *Polycelis* und *Anocelis* die großen Kanäle des Excretionsapparates. Die eingehende Beschreibung der großen und kleinen Gefäße des Pharynx, die Chichkoff (1892) gibt, möchte ich daher einer genauen Prüfung unterwerfen, da ich in Übereinstimmung mit andern Autoren, wie z. B. Iijima, Francotte, Fraipont, das Vorhandensein irgendwelcher größeren Gefäße im Pharynx bestreiten muß. Chichkoff (1892) macht folgende Angaben: »A l'hauteur de l'insertion du pharynx, on aperçoit de chaque côté, un canal qui y pénètre. Aussitôt après son entrée, il se bifurce en deux branches, dont chacune produit plusieurs ramifications, qui, tout en décrivant quelques sinuosités, s'anastomosent entre elles et forment un réseau très développé sur la face dorsale, dans toute la longeur du pharynx. Un réseau moins prononcé s'observe également sur la face ventrale; mais est-il en rapport avec ce dernier ou bien se forme-t-il indépendamment par des canaux spéciaux provenant de la division du premier canal avant son entrée dans le pharynx? C'est ce que je ne saurais affirmer; la chose ne m'a jamais paru très claire. Si l'on se base sur ce qui se passe chez *Planaria montana*, où comme nous le verrons, il y a pour chaque face du pharynx, un branche de chaque côté provenant de la division d'un canal unique, nous pouvous admettre ce dernier cas.« CHICHKOFF gibt auf Fig. 4 eine genaue Darstellung von der Verästelung der Kanäle im Pharynx. Danach ist der Pharynx von zahlreichen, hier offenbar absichtlich zu groß gezeichneten Kanälen durchsetzt, in denen fast 200 Wimperflammen liegen. Nach Schnittpräparaten gibt CHICHKOFF keine Zeichnung von den Gefäßen des Pharynx. Eine solche Menge und derartige Verästelung von Gefäßen, sowie derartig zahlreiche Wimperflammen, müßten aber auf Schnittpräparaten nachweisbar sein. Trotz genauester Untersuchung habe ich auf Quer-, Sagittal- und Frontalschnitten im Pharynx niemals größere Gefäße finden können.

Ich kann aber nicht einsehen, warum bei Objekten, die in allen Teilen die Excretionsorgane deutlich zeigen, gerade die Wassergefäße des Pharynx nicht zu erkennen sein sollten, wenn sie wirklich existierten. Die im Querschnitt kreisförmig angeordneten Nervenstränge und deren Verzweigungen fand ich auf Querschnitten sehr deutlich, ebenso die Muskelschichten, sowie die zahlreichen mit Secret gefüllten Drüsengänge, letztere namentlich auf Sagittal- und Frontalschnitten.

Auch bei allen früheren Untersuchungen sind bei Süßwassertricladen im Pharynx keine Excretionsorgane gefunden worden. So erwähnt JANDER (1896), der den Tricladenpharynx eingehend beschrieben hat, nichts von dem Vorhandensein großer oder kleiner Excretionsgefäße im Pharynx. Als Beweis für das Vorhandensein von Excretionsgefäßen im Pharynx kann jedenfalls nur der Nachweis derselben auf Schnittpräparaten betrachtet werden, da die komplizierte histologische Struktur des Pharynx erfolgreiche Untersuchungen am lebenden Objekt ziemlich unmöglich machen.

Ausmündung der Hauptgefäße.

Über die Ausmündung der Hauptgefäße war man bereits früher auf Grund freilich noch unzureichender Befunde zu der Ansicht gekommen, daß die Hauptstämme durch aufsteigende Äste nach außen mündeten; jedoch war es noch nicht gelungen, hierüber Genaueres, wie die Verteilung und Zahl der Ausmündungen, Durchbohrung der Basalmembran und der Epidermis, festzustellen. Bei seinen Untersuchungen bei *Gunda segmentata* wandte Lang (1881) seine Hauptaufmerksamkeit »der Art und Weise der Ausmündung der großen Kanäle nach außen« zu. Keinenfalls enden sie, nach Lang, im Gegensatz zu den meisten Plathelminthen am Hinterende mit einer kontraktilen Blase nach außen. Die weiteren Langschen Befunde sind folgende: Die großen Kanäle bilden in gewissen Abständen Knäuel, von denen aus je ein oder zwei Kanäle gegen die Dorsalseite unter das Epithel aufsteigen und hier plötzlich endigen. Kurz bevor ein solcher Kanal endigt, zeigt er öfters eine ganz schwache Erweiterung, um dann wieder enger zu werden. »Eine Öffnung im Epithel,« sagt Lang, »konnte ich indes nicht nachweisen; es wird dies denjenigen nicht wundern, der weiß wie sehr bei diesen Tieren die stäbchenförmigen Körper die Beobachtung erschweren. Außerdem handelt es sich offenbar um Poren, die nur zur Zeit der Entleerung des Inhalts der Excretionskanäle offen sind.« Dorsale Öffnungen fand Lang einmal in sieben, häufig in drei, vier oder fünf aufeinanderfolgenden Segmenten bei *Gunda.* »Alles deutet darauf hin, daß sie streng segmental angeordnet sind und zwar so, daß auf ein Segment drei oder vier Öffnungen kommen.« Bei seinen Untersuchungen an Süßwassertricladen hatte Iijima (1884) fast die gleichen Befunde wie Lang (1881) bei *Gunda* zu verzeichnen, doch gelang es auch ihm, ebenso wie Lang, nicht, die Durchbohrung der Epidermis festzustellen, noch Bestimmtes über Zahl und Verteilung der Ausmündungen zu ermitteln. Auf Querschnitten konnte Iijima erkennen, daß die aufsteigenden Äste die Basalmembran durchbohren; am basalen Teil der Epidermiszellen entzogen sie sich aber seiner Beobachtung. Eine Zeichnung von Ausführungsgängen gibt weder Lang noch Iijima. Auch die Iijimaschen Befunde stützen sich jedenfalls in der Hauptsache auf Untersuchungen am lebenden Material, da er überhaupt keine Zeichnung eines Excretionsorgans nach Schnittpräparaten gibt; auch auf den sämtlichen nach Quer- und Längsschnitten gegebenen Abbildungen sind die Excretionsorgane nicht eingezeichnet.

Die Befunde Langs und Iijimas legen jedenfalls die Annahme, daß die Excretionsorgane mit paarigen Öffnungen dorsal ausmünden, sehr nahe. Merkwürdigerweise zeigen nun die 1892 erschienenen »Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce« Chichkoffs, bezüglich der Ausmündung, ganz andre Resultate: »Comme on l'a vu, nos efforts dans cette direction ne nous ont révélé aucun fait pouvant nous conduire à admettre l'existence, chez nos animaux, d'un rapport quelconque entre les troncs principaux et la surface du corps. Iijima parle bien d'orifices en relation avec les pelotons naissant des gros canaux; mais le lecteur se souvient combien ses affirmations sont peu concluantes.« Chichkoff konnte trotz genauer Untersuchung weder bei lebenden Tieren noch auf Schnitten die von Iijima und Lang beschriebenen aufsteigenden Äste finden, vielmehr glaubt er, daß vielleicht die von ihm im Pharynx von *Planaria montana* und *Planaria lactea* beobachteten Excretionsgefäße als Ausmündungen dienen: »Ne pourrait-il exister une communication quelconque entre ceux-ci et l'extérieur? Je suis disposé à le croire ....«

Da die Excretionsgefäße bei den Mesostomiden wohl durch eine kontraktile Blase nach außen münden, aber, im Gegensatz zu denen der Tricladen, kaum in den Pharynx eindringen, so glaubt Chichkoff, daß vielleicht bei den Dendrocölen, da deren Pharynx ganz anders gebaut ist als der der Mesostomiden, die Ausmündung der Excretionsgefäße durch den Pharynx eine sekundär erworbene Eigenschaft ist. »Nous pouvons par conséquent nous attendre à trouver dans les canaux du pharynx, la communication du système excréteur avec le dehors. Mais malheureusement il m'est impossible d'indiquer la manière dont ce rapport s'établit.«

Ich knüpfe nun hier an den vorher geschilderten Verlauf der Hauptgefäße an. Auf Querschnitten fand ich in ziemlich regelmäßigen Abständen dorsal rechts und links die von Lang (1881) beschriebenen Knäuelbildungen (Taf. XXIX, Fig. 7 u. 8); fast immer konnte ich einen von diesen Knäueln aufsteigenden Ast auffinden, doch gelang es mir niemals, auf Querschnitten eine Durchbohrung der Basalmembran und der Epidermis festzustellen. Die Anordnung der Knäuel ist eine paarige, segmentale. An lebenden *Dendrocoelum* und auch an *Planaria torva* ließ sich ziemlich regelmäßig die erste, hinter den Augen etwas einwärts liegende, paarige Ausmündung der beiden Hauptstämme auffinden. Da Frontalschnitte für diese Untersuchung ungeeignet waren und ich auch in den ersten durch die Epidermis gehenden Schnitten keine Öffnungen entdecken konnte, so fertigte ich lückenlose Serien von Sagittalschnitten von der Dicke von 5, 7 und 10 μ an. Auf diesen Schnitten, die nach Heidenhain gefärbt wurden und infolge der vorzüglichen Differenzierung die Wassergefäße deutlich erkennen ließen, fand ich nun sehr bald die ersten hinter den Augen liegenden Ausmündungen der Hauptstämme und zwar mit deutlich zu erkennender Durchbohrung der Basalmembran und der Epidermis. Bei der Durchsicht dieser Schnittserien fand ich dann bald weitere Ausmündungen. Verletzungen oder Undeutlichkeiten an den Schnitten erschwerten es mir anfangs sehr, Genaueres über die Zahl und Verteilung feststellen zu können, doch wiesen alle Befunde auf streng segmentale Anordnung hin. Mit der Zeit gelang es mir aber bei Serien von durchschnittlich 200 Sagittalschnitten in den von den Augen aus etwas einwärts liegenden Sagittalebenen acht paarige, segmental angeordnete Ausmündungen aufzufinden. Mehr als acht paarige Ausmündungen fand ich bei *Dendrocoelum* nie. Die Verteilung dieser Ausführungsgänge habe ich durch die Schemen Fig. 9 und 22 wiedergegeben. Die Darstellung muß notwendigerweise schematisch sein, da die Ausführungsgänge auf eine ganze Reihe nahe beieinanderliegender Sagittalschnitte verteilt sind. Außerhalb und innerhalb (Medianebene) der dicht neben den Augen verlaufenden vorher erwähnten Sagittalebenen, fand ich niemals Ausmündungen und (mit Ausnahme der vor den Augen liegenden Kopfregion) auch keine Anastomosen der Hauptgefäße. Die auf Fig. 10—17, Taf. XXX dargestellten acht Ausmündungen geben die bei einem bestimmten Objekte (*Dendrocoelum lacteum*) gefundenen Ausmündungen der rechten Seite wieder, und zwar sind sie derart angeordnet wie das Schema Fig. 22 zeigt; ebenso konnte ich die acht Ausführungsgänge der linken Seite, die ich sämtlich in der entsprechenden Lage fand, wiedergeben. Man betrachtet oft an den Ausführungsgängen eine geringe Schrägstellung nach rückwärts, doch möchte ich diese nicht als direkt typisch bezeichnen.

Nach diesen Befunden muß ich eine streng segmentale Anordnung der Ausmündungen annehmen, zum wenigsten für *Dendrocoelum lacteum*. Die Befunde Langs bei *Gunda segmentata* und die Ijimas bei Süßwassertricladen, betreffend die Ausmündungen, werden also durch die Resultate meiner Untersuchungen gestützt und erweitert, während die Befunde und Vermutungen Chichkoffs, auf die ich nicht weiter einzugehen brauche, durch sie widerlegt werden.

Daß von einem Knäuel zwei aufsteigende Äste sich abzweigen, wie Lang (1881) an lebenden Tieren (*Gunda*) öfters beobachtet hat, habe ich nur einmal auf einem Querschnitt gefunden; eine doppelte Ausmündung mit doppelter Durchbohrung der Epidermis traf ich niemals an. Die Struktur der Ausführungsgänge ist etwa dieselbe wie die der Hauptstämme; ich werde hierauf erst später zu sprechen kommen.

Kurz vor der Ausmündung fand ich oft die Ausführungsgänge etwas erweitert, wie dies auch LANG für *Gunda* angibt; besonders starke Erweiterungen der Ausführungsgänge zeigte *Planaria torva.* Genaues kann ich über diese Erweiterungen in den Ausführungsgängen nicht sagen, da ihre Form an Schnittpräparaten eine sehr wechselnde ist. Es läßt sich diese Unregelmäßigkeit etwa folgendermaßen erklären: Das Körperinnere der Planariden ist sehr weich und kontraktil. Man erkennt dies besonders deutlich, wenn man z. B. ein *Dendrocoelum* lebend mit Hilfe der Quetschmethode mikroskopisch untersucht. Selbst wenn das Tier unter dem Objektträger stark gepreßt ist, so sind die Kontraktionen immer noch so heftige, daß plötzlich ganze Gewebekomplexe aus dem Gesichtsfeld verschwinden. So ist es z. B. nicht leicht, eine Wimperflamme längere Zeit im Auge zu behalten; selbst große Kanäle, die man im Augenblick noch deutlich gesehen hat, verschwinden plötzlich. Es liegt nun auf der Hand, daß die Kanäle, Knäuel und Ausmündungen bei der Konservierung gerade in dem Zustand, in dem sie sich augenblicklich befinden, konserviert werden. Es kann also vorkommen, daß infolge einer Zerrung eine Ausmündung in allen Teilen ein gleichweites Lumen aufweist; doch findet man dies verhältnismäßig selten. Ich glaube daher, daß man das Vorhandensein einer Erweiterung vor der Ausmündung annehmen darf; auffallend ist, daß man diese Erweiterungen bei *Planaria torva* bedeutend konstanter antrifft.

Durchbohrungen der Epidermis fand ich mit Bestimmtheit nur auf Sagittalschnitten. LANG hat, da er sie ebenso wie IIJIMA überhaupt nicht auffinden konnte, die Vermutung ausgesprochen, daß es sich hier vielleicht um Poren handele, die nur zur Zeit der Entleerung des Inhalts der Excretionskanäle offen seien. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen. Für möglich halte ich dagegen, daß das Epithel infolge des Schleimes oder der Rhabditen bei der Konservierung sich etwas ausdehnt, wodurch sich die Poren schließen. Hierfür spricht wenigstens der Umstand, daß ich bei ausgestreckten Tieren, die ich meist für Querschnittserien verwandte, niemals deutliche Durchbohrungen der Epidermis fand, während diese auf Sagittalschnitten bei halbkreisförmig gekrümmten Tieren stets zu erkennen waren.

Die eigenartige Ausmündung eines Kanals, wie sie auf Fig. 18, Taf. XXX wiedergegeben ist, fand ich nur einmal und zwar bei *Dendrocoelum lacteum.*

Was die Größe der Gefäße und der Ausmündungen betrifft, so sind die Hauptkanäle bei *Dendrocoelum* am stärksten und am leichtesten aufzufinden. Die Ausführungsgänge überschreiten nur kurz vor der Ausmündung (noch im Mesenchym) die Stärke der Hauptstämme. Anders ist es bei *Planaria torva*, bei der die Ausführungsgänge meist ein ziemlich stark erweitertes Lumen haben, während die Hauptstämme an Stärke hinter denen von *Dendrocoelum* zurückstehen. Am feinsten sind die Kanäle und Ausmündungen bei *Polycelis nigra*. Meine Vermutung, bei der großen *Planaria gonocephala* besonders starke Gefäße anzutreffen, bestätigte sich nicht.

Zu der Segmentierung der Excretionsgefäße scheint mir auch die Zahl der Darmzipfel in Beziehung zu stehen. So herrscht z. B. bei *Dendrocoelum* bezüglich der Menge der Darmzipfelpaare die Zahl 32 vor; ausgewachsene Tiere haben jedenfalls meist 32 Darmzipfelpaare. Iijima gibt für *Dendrocoelum lacteum* 26 bis 32 Darmzipfelpaare an. *Planaria torva* hat 16 und 24, *Planaria alpina* 32 Darmzipfelpaare. Bei *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* ließ sich die Zahl am schwersten feststellen. Bei jungen weniger pigmentierten *Polycelis* fand ich 16, bei einer jungen *Planaria gonocephala* vorn vier hinten acht Darmzipfelpaare. Diese Angaben beruhen sowohl auf Untersuchungen lebender Tiere, als auch, und zwar in erster Linie, an Totalpräparaten von Planariden, deren Darm durch darin enthaltene Nahrung sichtbar ist. Nur an Totalpräparaten halte ich die Feststellung der Darmzipfelanzahl für möglich, doch bieten sich derselben viele Schwierigkeiten. Vorbedingung ist, daß der Darm möglichst in allen Teilen mit Nahrung gefüllt ist. Verletzungen, Verschmelzungen der Darmzipfel, mangelhafte Ausbildung derselben, ferner Zusammenlagerungen von Verästelungen verschiedener Darmzipfel erschweren die Feststellung der Zahl sehr. So findet man auch fast immer die hinteren Darmäste verschmolzen, woraus man stets nach Schultze (1902) schließen kann, daß hier eine Verletzung des Hinterendes oder Regeneration desselben stattgefunden haben muß, da eine schon embryonal angelegte Verschmelzung der hinteren Darmäste noch nicht beobachtet worden ist. Man findet oft Planariden mit regeneriertem Hinterende. So fand ich selbst *Polycelis cornuta* im Wörsbach (Taunus) größtenteils in Regeneration begriffen, indem der Körper kurz hinter der Mundöffnung stumpf endete. Bei *Planaria gonocephala* habe ich öfters in natura beobachtet, daß das hintere Körperviertel sich abschnürte[1]. Alle diese Erscheinungen, wie

---

[1] Da ich in meinen Mitteilungen (1904, S. 371) weitere Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Süßwassertricladen angekündigt hatte, zurzeit

die ungeschlechtliche Fortpflanzung, Regeneration, Anomalien durch Verletzungen und Verschmelzungen, sowie die ungünstigen Untersuchungsbedingungen erschweren also eine genaue Angabe der natürlichen Zahl der Darmzipfel. Ijima (1884) sagt bezüglich des Darmtractus der Süßwassertricladen: »Die Seitenäste, welche den Hauptstämmen aufsitzen, sind nicht so regelmäßig angeordnet, wie es bei *Gunda* der Fall zu sein scheint. Gewissermaßen gehen auch sie paarweise aus, aber eine häufig vorkommende Verschiebung an den Verzweigungsstellen sowie die hier und da in unverkennbarer Weise unpaarig abgehenden Seitenzweige erschweren die Zurückführung auf eine paarige Anordnung.« Trotzdem glaube ich, wie auch die vorher gemachten Angaben zeigen, eine gewisse Regelmäßigkeit in der Zahl und ihrer Beziehung zu den segmental angeordneten acht paarigen Excretionsgefäßausmündungen gefunden zu haben. Zur Erläuterung gebe ich eine etwas schematisierte Zeichnung von dem Bau des Darmes eines *Dendrocoelums* an Fig. 9, Taf. XXX wieder. Die Verteilung der Darmzipfel, deren Zahl 32 beträgt, ist derartig, daß auf je ein Paar Ausmündungen der Excretionsgefäße vier Darmzipfelpaare kommen. Die hinteren Darmäste sind auch hier verschmolzen, was aber in diesem Falle die Correlation der Darmzipfel und der Excretionsporen kaum stört.

Bezüglich der Segmentierung des Nervensystems möchte ich hier die Mitteilung Sabussows (1904) nicht unerwähnt lassen, daß er bei einigen Tricladiden das »Nervensystem durchaus nicht segmental wie bei *Gunda segmentata* Lang« fand.

Auf die Bedeutung der Segmentierung der Planariden, namentlich hinsichtlich des Excretionsgefäßsystems sowie auf eine Vergleichung mit den Ctenophoren einerseits und mit den Hirudineen anderseits gehe ich hier nicht ein, sondern verweise auf die *Gunda*-Arbeit Langs (1881). Zurückkommen werde ich darauf bei der Er-

---

aber nicht in der Lage bin, dieselben auszuführen, so mögen hier einige diesbezügliche Worte Platz finden. Den von mir gegen die Voigtsche Hypothese vom Aussterben der *Planaria alpina* erhobenen Einwänden tritt Voigt in seiner letzten Publikation (1904) entgegen. Ich betone der Voigtschen Theorie gegenüber als wichtigstes Gegenargument, daß *Planaria alpina* auch in Bächen, in denen jede andre Planaridenspecies fehlt, in gleicher Weise zurückgezogen in dem obersten Bachlauf lebt. Im übrigen verweise ich auf meine Zusammenfassung (1904, S. 370, Z. 25 u. S. 371). Davon, daß die Verbreitung der Planariden nicht in Abhängigkeit von der Vegetation eines Baches steht, habe ich mich inzwischen überzeugt durch die Besichtigung einiger Bäche im Taunus. Ich hoffe, daß die von mir begonnenen faunistischen Studien von andrer Seite aus fortgeführt werden.

örterung der phylogenetischen Bedeutung der Metamerie der Tricladen im Anschluß an die Ed. Meyersche Theorie von der Abstammung der Anneliden (1890) und die Langsche Gonocöltheorie (1903).

Die Struktur der Kanäle.

Die Wandung der Hauptkanäle von *Dendrocoelum lacteum* enthält in unregelmäßigen Abständen Kerne. Daß sich auf Querschnitten nach Lang und Iijima immer nur ein Kern finden soll, kann ich nur bedingungsweise bestätigen. Ist ein Kanal senkrecht zu seiner Achse durchschnitten, so findet man nie zwei Kerne vor, wohl aber bei schräger Durchschneidung der Kanäle, die infolge der Verzweigung der Hauptkanäle auch auf Querschnitten recht oft vorkommt. Die Wandung ist von feinkörniger fast homogener Beschaffenheit und zeigt eine deutliche Abgrenzung gegen das Lumen. Gegen das Mesenchym besitzt sie keine Abgrenzung, sondern geht direkt in das syncytiale Gewebe über. Dasselbe gilt für die Ausführungsgänge, bei denen man nur meist eine etwas stärkere Wandung antrifft. Die Membran, durch welche die Wandung gegen das Lumen abgegrenzt ist, bleibt auch bei der Durchbohrung des Hautmuskelschlauches und der Basalmembran deutlich zu erkennen. Wenn sich die Epidermis, wie dies leicht bei der Konservierung geschieht, etwas abgehoben hat, so sieht man oft auf Sagittalschnitten die Ausmündung reusenartig über die Basalmembran hervorragen. Auch die Durchbohrung der Epidermis konnte ich auf Sagittalschnitten fast immer deutlich erkennen. Die Zeichnungen machen eine weitere Beschreibung der Ausmündungen überflüssig.

Francotte (1881) beschreibt »une ligne ondulatoire continue, animée d'un mouvement serpentiforme. Cette ligne est formée par une lame vibrante tapissant l'intérieur de ces canaux«. Auf Schnitten habe ich von dieser »undulierenden Membran« nichts entdeckt, ebensowenig ließ sich eine Bewimperung der Innenseite der Kanäle erkennen; auch Iijima bestätigt das Fehlen der undulierenden Membran bei *Dendrocoelum lacteum*.

Francotte (1881) beschreibt bei *Monostomum* und *Monocelis* Wimperflammen in den Hauptstämmen, und nach Chichkoff (1892) sind auch bei *Planaria alpina* die Hauptstämme sowie deren Verästelungen mit Wimperflammen versehen. Ich habe auf Schnittpräparaten niemals diese Wimperflammen bei *Planaria alpina* finden können, obwohl bei *Planaria alpina* die Hauptstämme leicht aufzufinden und deutlich zu erkennen sind. Bei *Dendrocoelum* sind nach

Iijima diese Wimperflammen in Haupt- und Nebenstämmen nicht vorhanden, was ich ebenfalls bestätigen kann. Was das Aussehen der Gefäße am lebenden Material betrifft, so habe ich den früheren Angaben (Francotte 1881) nichts hinzuzufügen, zumal da überhaupt alle Befunde, die ich mitteile, an Schnittpräparaten gemacht sind. Meine Angaben beziehen sich, wie schon erwähnt, größtenteils auf *Dendrocoelum lacteum*, da mir hier die Deutlichkeit der Präparate Sicherheit bietet für dieselben.

Die früheren Verwechslungen der Excretionsorgane mit den Nervenstämmen habe ich bereits erwähnt; auf Schnittpräparaten ist eine solche Verwechslung nicht möglich, wie ein Vergleich zwischen den quergeschnittenen Nervenstämmen und Wassergefäßen (vgl. Taf. XXIX, Fig. 1) zeigt. Die ventral verlaufenden Oviducte unterscheiden sich deutlich durch die Vielkernigkeit ihrer Wandung, während die Wassergefäßwandungen auf Querschnitten gar keinen, einen, selten zwei Kerne aufweisen. Mehr Schwierigkeiten bereiten oft die Rhabditenbildungszellen. Man nahm früher an, daß die Rhabditen aus ihren Bildungszellen einfach austräten und durch die Basalmembran hindurch in die Epidermis eindrängen. Wie aber Woodworth (1897) nachgewiesen hat, existieren hier reguläre Ausführungsgänge, die den Hautmuskelschlauch und die Basalmembran durchbohren. Diese Befunde Woodworths kann ich bestätigen, da ich mit Sicherheit die Ausführungsgänge bei verschiedenen Planaridenarten gefunden habe. Die Wandung dieser Gänge ist viel dünner als die der Ausführungsgänge des Excretionsapparates. Ich fand bei *Planaria alpina* sehr zahlreiche Ausführungsgänge des Excretionsapparates, außerdem aber auch solche der Rhabditenbildungszellen. Zuweilen war die Unterscheidung dieser beiden Ausführungsgänge nicht möglich. Infolgedessen verzichtete ich darauf, in dieser Arbeit Mitteilungen über die Ausmündung der Wassergefäße bei *Planaria alpina* zu machen. Überhaupt ist die Untersuchung bei *Planaria alpina*, *Planaria gonocephala* und ganz besonders bei *Polycelis nigra* erschwert durch die Pigmentierung und durch die Beschaffenheit des Mesenchyms: durch entleerte Drüsenzellen, leere Rhabditenbildungszellen, Hohlräume des Mesenchyms. Eine eigenartig wabige Struktur zeigt das Mesenchym von *Polycelis nigra*, aus dem die Wassergefäße nur schwer herauszuerkennen sind (Taf. XXIX, Fig. 3).

Die Nebenstämme, Capillaren und Wimpertrichter.

Lang (1881) und Ijima (1884) machen über die Nebenstämme keine Angaben. Die diesbezüglichen Angaben Chichkoffs (1892), die ich bereits erwähnt habe, kann ich hier übergehen, da es mir nicht gelang, ein derartiges kontinuierliches Netzwerk von Haupt- und Nebenstämmen, wie Chichkoff es für *Dendrocoelum* beschreibt, nachzuweisen. Ich fand sowohl im Vorder- wie im Hinterende kleinere in die Tiefe gehende Kanäle, über deren weiteren Verlauf Genaueres nicht zu ermitteln war. Fig. 20 (Taf. XXX) zeigt einen derartigen Kanal des Hinterendes. Auch die Einmündung dieser kleineren Kanäle in die Hauptstämme fand ich zuweilen auf (Fig. 4, Taf. XXIX). Die Nebenstämme zeigen genau dieselbe Struktur wie die Hauptstämme, nur ist ihr Lumen bedeutend kleiner.

Die Capillaren sind nach Lang (1881) feine gewundene Kanäle, die genau so aussehen, wie bei Trematoden und Cestoden. Auf Schnitten ist das Auffinden von Capillaren sehr schwierig; auch Lang ist es nur selten gelungen. Die Wandung der Capillaren besteht aus einer feinen Membran, die auf Schnitten, sobald die Capillaren zwischen Muskelfasern oder andern Geweben liegen, nur schwer zu erkennen ist.

In der Wandung der konischen Wimpertrichter sollen nach Lang Vacuolen liegen, die von Zeit zu Zeit ihren Inhalt in dieselben ergießen. Ich habe diese Wimpertrichter mit großer Mühe auf Schnitten gesucht und auch eine Anzahl gefunden. Wie Fig. 6 (Taf. XXIX) zeigt, wird der Trichter von einer Plasmamasse, die einen Kern enthält, verschlossen. In der Membran und dem Plasma der Basis liegen keine Vacuolen. Auch die übrigen Wimpertrichter, die ich fand, haben den eben beschriebenen Bau. So deutlich wie den auf Fig. 6 dargestellten Wimpertrichter habe ich allerdings keinen weiteren gefunden. Man sieht hier die Wimperflamme deutlich von dem Kern ausgehen. Eine Grenze des Plasmas der Basis gegen das Lumen konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Nach außen verästelt sich das Plasma der Basis und geht in das Mesenchym unmerklich über. Die Zellverbindungen durch Protoplasmaausläufer sind hier, wie überhaupt im Mesenchym der Planariden, sehr schön zu sehen, so z. B. bei der Verbindung der Hauptgefäßwandungen und des übrigen Mesenchyms, ferner die die Darmwandung durchsetzenden Protoplasmabrücken. Bei dieser Gelegenheit möchte ich bemerken, daß der Darm, entgegen früheren Angaben, eine Muscularis zu besitzen scheint. Die Muscularis besteht aus longitudinalen Fasern, die auf Querschnitten (Fig. 1, Taf. XXIX) punktförmig an der Membrana propria zu erkennen sind; bei der Wiedergabe der Zeichnungen ist freilich diese Muscularis zu stark geraten. Schon O. Schmidt hatte das Vorhandensein einer Muscularis festgestellt, doch wurde sie von späteren Autoren nicht wieder aufgefunden. C. Schneider (1902) gibt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie bei *Dendrocoelum* eine Muscularis an, doch vermißt man auf der von Schneider gegebenen Zeichnung einerseits eine Abgrenzung des Darmepithels gegen das Mesenchym durch die Membrana propria, anderseits machen die eingezeichneten Fasern der Muscularis, nach ihrer Lage und Verteilung zu urteilen, nicht den Eindruck einer den Darm umhüllenden Muskelschicht.

Nach dieser Abschweifung kehre ich nun zur Beschreibung der Wimpertrichter zurück. Auch bei lebenden Dendrocölen habe ich zuweilen die Wimpertrichter aufgefunden, doch war es hier nicht möglich, zu sicheren Resultaten zu gelangen. Ich verweise daher auf die Untersuchungen Langs am lebenden Material (1881), die wohl mit der größtmöglichen Gewissenhaftigkeit ausgeführt sind. Auch auf Schnittpräparaten versuchte Lang die Wimpertrichter nachzuweisen, freilich mit wenig günstigem Erfolg. So glaubte er z. B. im Darmepithel sowohl Excretionsvacuolen als auch Wimpertrichter aufgefunden zu haben, womit er den Nachweis zu erbringen suchte, daß die im Mesenchym liegenden Wimperflammen aus dem Darmepithel losgelöst und herausgetreten und somit also entodermaler Natur seien. Daß Lang dieser Irrtum — er hat ihn in seinen »Beiträgen zu einer Trophocöltheorie berichtigt und die darauf gegründete Darmdivertikeltheorie aufgegeben, worauf ich später noch zu sprechen kommen werde — unterlaufen konnte, zeigte schon, welche Schwierigkeiten diese Elemente der Untersuchung bieten. Die auf Fig. 21 und 22 (Taf. XIII) von Lang (1881) bei *Gunda* nach Schnittpräparaten dargestellten Wimpertrichter bieten nichts für die Förderung unsrer Kenntnis der Wimpertrichter, wenn sie nicht überhaupt irrtümlich als solche angesprochen worden sind. Ich gehe daher nicht weiter darauf ein. Ijima untersuchte die Wimpertrichter nur bei jungen lebenden *Dendrocoelum*. Er fand die Trichter an der Basis geschlossen, ohne aber die Geißelzelle zur Anschauung bringen zu können; auch eine doppelte Konservierung der Trichterwandung konnte er nicht feststellen. Über die Excretionsvacuolen stellte er keine eingehenderen Untersuchungen an. Die Angabe Chichkoffs (1892): »Je n'ai eu que deux fois l'occasion de voir des flammes vibratiles, qui me parurent logées dans des entonnoirs,« steht in keinem rechten Verhältnis zu den von ihm auf Taf. XVIII gegebenen Zeichnungen (Fig. 40 und 41). Die von Bugge (1902) beschriebenen Wimperflammen der Trematoden und Cestoden haben einen ganz ähnlichen Bau wie die der Planariden, nur sind die Wimperflammen letzterer bedeutend weniger stark. Bei lebenden Planariden sieht die Wimperflamme immer kräftiger aus, auf Schnitten dagegen habe ich sie nur fast fadenförmig gefunden. Die Plasmaausläufer der Basalzelle der Wimpertrichter sind bei den Trematoden und Cestoden ganz gleich denen der Planariden. Bugge hat bei Trematoden und Cestoden in der Wimpertrichterwandung selbst nie Vacuolen gefunden, während er sie bei *Thysanozoon* auf Schnittpräparaten nachweisen konnte. Demnach hätten also *Gunda segmentata* (marine Tricladen) und *Thysanozoon* (Polycladen) Wimpertrichter mit Vacuolen in den Wandungen, während den Süßwassertricladen die Vacuolen in den Trichterwandungen fehlen, ebenso wie bei Trematoden und Cestoden nach Bugge.

Funktion des Excretionssystems.

Francotte (1881) hat bei *Polycelis nigra* dorsale und ventrale Hauptstämme beschrieben, in denen eine undulierende Membran in fortwährender Bewegung sein soll. In den dorsalen Kanälen soll die Bewegung von hinten nach vorn gehen, und in den ventralen Kanälen umgekehrt. Da aber nach Francotte ein den ganzen Körper durchsetzendes Gefäßnetz vorhanden sein soll, so müssen wir in der von ihm angegebenen Bewegung einen Kreislauf sehen, der sich eigentlich schlecht mit einem Excretionsgefäßsystem in Verbindung bringen läßt. Bei *Dendrocoelum* kann die von Francotte beschriebene Bewegung nicht stattfinden, da keinenfalls bauchständige größere Gefäße vorhanden sind. Mit der in dem von Hohlräumen durchsetzten Mesenchym vorhandenen Flüssigkeit werden gewisse Stoffe durch das Plasma der Basalzelle des Wimpertrichters in das Innere desselben aufgenommen; von hier aus wird die Flüssigkeit durch die Bewegung der Wimperflammen weitergeschafft, bis sie in die großen Gefäße gelangt, aus denen sie dann durch die dorsalen Öffnungen austritt. Da sich in und um den Wandungen der Hauptgefäße keine Muskulatur nachweisen läßt, so kann man annehmen, daß die Weiterschaffung der Flüssigkeit in den Hauptkanälen zustande kommt durch Muskelkontraktionen, wie sie namentlich bei der kriechenden Bewegungsweise der Planariden vom Kopf nach dem Schwanz hin ganz regelmäßig stattfinden. Hiermit kann auch die Beobachtung in Zusammenhang gebracht werden, daß die Ausmündungen wahrscheinlich etwas nach rückwärts gerichtet sind.

In den »Beiträgen zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen« (1903) habe ich einige Beobachtungen mitgeteilt, die die Annahme, daß das Excretionsgefäßsystem der Planariden jedenfalls auch als Respirationsorgan dient, nahe legen; ich gehe hier nicht weiter darauf ein, führe nur noch einige diesbezügliche Angaben früherer Autoren an.

Metschnikoff hat dieselbe Vermutung ausgesprochen. Auch O. Schmidt und M. Schultze haben das Wassergefäßsystem als Respirationssystem gedeutet, während Leuckart (1852) es als Excretionssystem auffaßte. Bezüglich dieser Angaben O. Schmidts und M. Schultzes bemerkt hingegen van Beneden (1870): »La respiration doit s'opérer avec la plus grande facilité par la surface du corps toute couverte de cils vibratiles et dépourvue de cuticule et l'on ne voit guère la nécessité pour ces animaux d'avoir un appareil d'aquifère pour faciliter les phénomènes de respiration.« Ferner L. v. Graff (1873): »Ich habe nicht beobachtet, was mich veranlassen könnte, einer der beiden Hypothesen den Vorzug vor der andern zu geben.«

Vergleich des Excretionsgefäßsystems der Planariden mit dem der übrigen Plathelminthen und der Nemertinen.

Bei den Cestoden und Trematoden besteht das Excretionsgefäßsystem ebenso wie bei den Tricladen aus den seitlichen Hauptstämmen, den Capillaren und den Wimpertrichtern, doch existieren bei den Cestoden und Trematoden Queranastomosen. Der Hauptunterschied besteht in der Art der Ausmündung: Bei den Cestoden und Trematoden kommen wohl verschiedene Arten der Ausmündung vor, doch bleibt nach Bugge (1902) »immer als Hauptmerkmal die Ausmündung der Kanäle am Hinterende«. Bei den Cestoden kommen die schon von Fraipont (1880) beschriebenen Foramina secundaria hinzu, die nach Bugge namentlich bei Jugendformen der Tänien, den Cysticerken, die Ableitung besorgen. Auch die Ausmündungen der Kanäle bei dem ausgebildeten Tiere bei den Tricladen, »bei denen noch keine einheitlichen Stämme ausgebildet sind«, betrachtet Bugge als Foramina secundaria, welcher Ansicht ich mich auf Grund meiner vorher dargestellten Befunde natürlich nicht anschließen kann. Der Excretionsapparat der Nemertinen zeigt nach Böhmig (1898) namentlich hinsichtlich der Terminalapparate große Ähnlichkeit mit dem der Tricladen. Der einzellige Terminalapparat von *Geonemertes* und die terminale Wimperzelle des Excretionsapparates der Turbellarien, überhaupt der Platoden, sind ganz gleich, während bei *Stichostemma graecense* der Trichterverschluß aus mehreren Zellen besteht. Die bei den Nemertinen meist nur im Vorderende verlaufenden Hauptkanäle sind im Innern mit Wimpern bekleidet, während diese bei den Tricladen fehlen, bzw. noch nicht nachgewiesen sind. Die Ausführungsgänge der Kanäle der Nemertinen weisen im Gegensatze zu denen der Tricladen keine Regelmäßigkeit in der Anordnung auf. Nach PUNNET (1899) kommen sogar bei gewissen Nemertinen Einmündungen von Excretionsgefäßen in den Darm vor.

Vergleichen wir nun den Wassergefäßapparat der Planariden mit denen der übrigen Turbellarien, so ergibt sich zunächst für die Rhabdocölen: Das Excretionsgefäßsystem der Rhabdocölen weist nicht die Regelmäßigkeit im Bau auf wie das der Tricladen. So finden wir bei ihnen: einen Hauptstamm mit einer Ausmündung (*Stenostomum*), zwei am Hinterende sich vereinigende und unpaarig ausmündende Hauptstämme (*Plagiostoma*), zwei Hauptstämme, die auf der Bauchseite paarig ausmünden (*Proboscida*, *Derostoma*), zwei am Vorderende durch eine Commissur verbundene Hauptstämme, die zwei in der Körpermitte liegende Ausführungsgänge haben (*Prorhynchus*), zwei Hauptstämme, deren beide Ausführungsgänge in den Pharynx münden (*Mesostomum*). Der bilaterale Bau der Gefäße ist nach LANG als der ursprüngliche zu betrachten, während der unpaare Bau des Gefäßapparates bei *Stenostomum* auf Rückbildung beruhen soll.

Von dem Gefäßapparat der Polycladen fehlt uns leider noch die genaue Kenntnis. Obwohl schon 1854 M. SCHULTZE das Vorhandensein eines Excretionssystems bei Polycladen behauptet hatte, wurde es doch von keinem Forscher wieder aufgefunden, bis LANG (1884) die Richtigkeit der SCHULTZEschen Behauptung bestätigen konnte. Über das für einen Vergleich mit den Tricladen Wesentliche, nämlich die Zahl, Anordnung, Lage und Ausmündung der Hauptstämme, konnte aber LANG in seiner Polycladenmonographie noch keine genaueren Angaben machen. Auch unsre Kenntnisse vom Bau des Gefäßapparates der Landtricladen sind noch unzureichend.

Am nächsten stehen die Planariden der marinen Triclade *Gunda segmentata*. Der Verlauf der Hauptstämme ist der gleiche und die segmentale Anordnung der Ausmündungen derselben ist nun für die Süßwassertricladen, wenigstens für *Dendrocoelum lacteum*, mit größerer

Sicherheit nachgewiesen wie für *Gunda.* Auch die Knäuelbildungen sind dieselben wie bei *Gunda.* An das Vorhandensein der ventralen Hauptstämme, die Lang bei *Gunda* beschreibt, kann ich nicht eher glauben, als bis sie auf Schnittpräparaten nachgewiesen sind. Auch der wahrscheinlich segmentale Bau des Darmes rückt die Süßwassertricladen *Gunda* wieder etwas näher, wie überhaupt für die Tricladen der Nachweis der metameren Anordnung von Organen das Wesentliche ausmacht, d. h. von phylogenetischer Bedeutung ist.

Der segmentale Bau der Excretionsorgane der Süßwassertricladen ist ein Argument für die von Lang aufgestellte Theorie von der Abstammung der Anneliden (*Gunda*- und Gonocöltheorie), nach der die Metamerie der Anneliden (speziell der Hirudineen) von der Cyclomerie der Cölenteraten (speziell der Ctenophoren) durch Vermittlung der Pseudometamerie der Turbellarien (speziell der *Gunda*-ähnlichen Tricladen) abzuleiten ist. Schon 1881 hatte Lang in seiner Arbeit über *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit den Cölenteraten und Hirudineen die sogenannte *Gunda*-theorie aufgestellt, indem er auf die auffallend metamere Anordnung der Organe (z. B. des Excretionsapparates) dieser als typisch ungegliederte Würmer geltenden Gruppe hinwies. Freilich hatte Lang damals der irrtümliche Befund von Wimperflammen im Darmepithel zu dem Trugschlusse verleitet, daß die Darmdivertikel, — da die segmental angeordneten Excretionsorgane der Tricladen den Segmentalorganen der Anneliden entsprächen, — als Homologa der echten Leibeshöhle der Anneliden anzusehen seien (Darmdivertikeltheorie). An Stelle dieser Theorie hat nun Lang jetzt zur Festigung der *Gunda*-Theorie die Gonocöltheorie gesetzt, auf die ich hier nach Langs Angaben kurz eingehen möchte.

Den Grundgedanken der Gonocöltheorie hat zuerst Hatschek (1878) ausgesprochen. Eingehender begründet wurde dieselbe von Bergh (1885) und von Ed. Meyer (1890). Nach Ed. Meyer ist die Metamerie des Annelidenkörpers von der Pseudometamerie des Platodenkörpers abzuleiten und die äußere Metamerie der Anneliden ist später durch lokomotorische Segmentation entstanden. Eine ganz analoge Ansicht war schon früher von Korschelt und Heyder in dem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (1902) der wirbellosen Tiere ausgesprochen worden. Nach Ed. Meyer dehnten sich nun »die segmental angeordneten paarigen Follikelhöhlen immer mehr aus, indem aus den Lücken des Parenchyms Lymphe in das Innere derselben aufgenommen wurde, und verwandelten sich auf diese Weise in die paarig und segmental gekammerte sekundäre Leibeshöhle, in deren epithelialen Wandungen nur gewisse Stellen, die späteren eigentlichen Geschlechtsdrüsen der Anneliden, die Fähigkeit, Ei- und Samenmutterzellen zu bilden, beibehielten«. Dieser MEYERschen Gonocöltheorie schließt sich LANG vollkommen an, und er sieht in ihr eine wesentliche Stütze und Verbesserung seiner *Gunda*-Theorie, mit der er sie bezüglich des Excretionsgefäßsystems in folgenden Zusammenhang bringt. Das Nephridialsystem der Tricladen (*Gunda*) entsteht, wie LANG annimmt, durch paarige segmentale Ectodermeinstülpungen (die späteren Ausführungsgänge). Diese wachsen zu Nephridialbäumchen aus, zwischen denen erst sekundär eine Verbindung entsteht (das sind die späteren Hauptkanäle). Biogenetisch entspricht diesen Nephridialbäumchen die Kopfniere der Annelidenlarven. Mit der Ausbildung der Leibeshöhle, die erst sekundär auftritt, bilden sich dann bei den Anneliden die definitiven Nieren, die Segmentalorgane, die die Leibeshöhle mit der Außenwelt in Verbindung setzen. Diese bedürfen keiner Verästelung wie die Excretionsorgane der Turbellarien im Mesenchym, da die Anwesenheit der Leibeshöhle, die als Sammelraum der Flüssigkeit dient, dieselbe unnötig macht. Zugunsten seiner Theorie führt LANG an, daß auch bei den Anneliden Verbindungen der Segmentalorgane durch Längskanäle vorkommen und daß auch bei Hirudineen (*Pontobdella*) ein kontinuierliches Netzwerk von Nephridialkanälen festgestellt worden ist.

Diese Angaben über die LANGsche Theorie, die von ihm unter Anführung eines großen Belegmaterials entwickelt wird, mögen hier genügen. Der Nachweis des segmentalen Baues der Excretionsorgane der Tricladen (*Dendrocoelum lacteum*) bedeutet also eine Erweiterung der LANGschen Befunde bei *Gunda* und spricht zugunsten seiner *Gunda*-Theorie.

Zusammenfassung.

Bei den fünf untersuchten Arten finden sich dorsal rechts und links zwei sich vielfach verzweigende und wieder vereinigende Hauptstämme. Hinter den Augen teilt sich jeder Hauptstamm in zwei Äste, von denen je einer innerhalb, je einer außerhalb der Augen läuft. Die einzige Queranastomose der Hauptstämme findet sich bei *Dendrocoelum* vor den Augen, indem hier die Hauptstämme unter mehrfachen Verästelungen kommunizieren. Eine größere Ausdehnung der Hauptstämme über den ganzen Rücken, wie sie CHICHKOFF beschrieben hat, ist bei *Dendrocoelum* nicht vorhanden, ebenso die von ihm geschilderten Queranastomosen. Zahl und Verlauf der Verzweigungen der Hauptstämme ließ sich nicht genau ermitteln. Die von LANG (1881) bei *Gunda* und von CHICHKOFF (1892) bei *Planaria alpina* beschriebenen großen Gefäße der Bauchseite fehlen bei *Dendrocoelum lacteum.* Ebenso besitzt, entgegen den Angaben CHICHKOFFS, der Pharynx keinenfalls größere Gefäße. Die Ausmündungen der Excretionsgefäße gehen nicht, wie CHICHKOFF annimmt, durch den Pharynx, sondern liegen auf der Rückenseite. Der von LANG für *Gunda* beschriebene, segmentale Bau des Gefäßapparates trifft auch für die Süßwassertricladen zu und ist bei *Dendrocoelum* folgender: In gleichmäßigen Abständen bilden die Hauptstämme paarige segmental angeordnete Knäuel, von denen je ein aufsteigender Ast den Hautmuskelschlauch, die Basalmembran und die Epidermis durchbohrt. Vor dem Austritt aus dem Mesenchym erweitert sich das Lumen der Ausführungsgänge auf eine kurze Strecke etwas. Die Zahl der Ausmündungen beträgt bei *Dendrocoelum* acht Paare, die auf den von den Augen aus etwas einwärts liegenden Sagittalebenen verteilt sind. Am deutlichsten ist die bisher noch nicht nachgewiesene Durchbohrung der Epidermis auf Sagittalschnitten zu sehen, was damit zusammenhängen mag, daß die Durchbohrungen der Epidermis etwas nach rückwärts schräg zu laufen scheinen. Die Vermutung LANGS, daß es sich hier vielleicht um Poren handele, die nur zurzeit der Entleerung des Inhalts der Excretionsgefäße offen seien, bestätigt sich hiernach nicht. Mit der Segmentierung der Excretionsgefäße scheint auch die Zahl der Darmdivertikelpaare in Verbindung zu stehen, indem sie vielleicht ein Vielfaches der Zahl 8 ist. So finden sich z. B. bei ausgewachsenen *Dendrocoelum* meist 32, bei *Planaria torva* 16 und 24, bei *Planaria alpina* 32 Darmzipfelpaare. Sichere Angaben lassen sich hierüber nicht machen, da die Untersuchung bzw. Feststellung der Zahl durch vielerlei Umstände sehr erschwert ist.

Die Haupt- und Nebenstämme des Excretionsapparates sind im Innern von einer Membran bekleidet. Die Wandung besteht aus einer feinkörnigen, fast homogenen Masse, die ohne Abgrenzung in das Mesenchym übergeht. In den Wandungen liegen in Abständen Kerne; auf Querschnitten findet man meist nur einen Kern in der Wandung und nur, wenn in einem Querschnitt ein Kanal nicht quer, sondern schräg getroffen ist, findet man zuweilen einen zweiten Kern vor. Wimperflammen kommen bei *Dendrocoelum* in den Hauptstämmen nicht vor, ebenso nicht, entgegen den Angaben CHICHKOFFS bei *Planaria alpina.* Eine feine Bewimperung der Innenwand der

Kanäle oder eine undulierende Membran, wie sie für verschiedene Turbellarien beschrieben ist, ließen sich nicht nachweisen.

Die komplizierte histologische Struktur, z. B. die Muskelfasern, Pigmentierung, Rhabditen und deren Bildungszellen, Schleimdrüsen und die einzelnen Organsysteme erschweren sehr die Untersuchung des Excretionsapparates, namentlich bei den Gattungen *Planaria* und *Polycelis.* So scheint *Planaria alpina* eine größere Zahl von Ausmündungen zu haben, doch ließ in manchen Fällen die zu schwierige Unterscheidung derselben von den Ausführungsgängen der Rhabditenbildungszellen keine sicheren Angaben darüber zu.

Ein so ausgebreitetes, den ganzen Körper durchsetzendes Gefäßnetz, wie es Chichkoff beschreibt, kann ich nicht bestätigen. Kleinere in die Tiefe gehende Gefäße fand ich zuweilen sowohl im Vorder- wie im Hinterende. Auch Einmündungen derselben in die Hauptstämme fand ich, doch konnte ich nichts Genaueres über ihren Verlauf ermitteln, zumal da sie sich im Mesenchym zu verlieren scheinen. Bezüglich der Capillaren kann ich den früheren Befunden nichts hinzufügen. Die Wimpertrichter sind an der Basis durch eine mit einem Kern versehene Plasmamasse (Basalzelle) verschlossen. Die Wandung des Trichters hat keine Vacuolen. Von dem Kern aus geht die schmale ziemlich lange Wimperflamme in das Lumen des Trichters. Das Plasma der Basalzelle geht durch feine Ausläufer unmerklich in das Mesenchym über. Diese feinen Plasmaverbindungen sind auch zwischen den Hauptgefäßwandungen und dem Mesenchym, ferner auch zwischen dem Darmepithel und dem Mesenchym vorhanden; bemerkt sei hier, daß der Darm außer der Membrana propria auch eine Muscularis zu besitzen scheint.

Wimperflammen kommen nur im Mesenchym, nicht im Darmepithel vor.

Die von Francotte für *Polycelis nigra* beschriebene Bewegung der Excretionsflüssigkeit in den ventralen Gefäßen von vorn nach hinten und in den dorsalen Gefäßen von hinten nach vorn, ist bei *Dendrocoelum* nicht vorhanden, zumal da bei *Dendrocoelum* größere Gefäße der Bauchseite fehlen. Nach den anatomischen und histologischen Befunden zu schließen, ist die Funktion des Excretionsapparates etwa folgende: Die Wimpertrichter nehmen mit der das Mesenchym erfüllenden Flüssigkeit die Excretionsstoffe auf. Durch die Wimperflamme werden diese in den Capillaren weitergetrieben, bis sie in die Hauptgefäße gelangen, aus denen sie dann durch die achtpaarigen Mündungen nach außen gelangen. Die Vermutung, daß das Excretionsgefäßsystem zugleich als Respirationssystem dienen könnte, ist bereits früher von mehreren Autoren ausgesprochen worden; sie wird gestützt durch einige biologische Beobachtungen (1904), über die ich bereits früher berichtet habe.

Das Wassergefäßsystem der Süßwassertricladen gleicht also im wesentlichen dem der Cestoden und Trematoden, unterscheidet sich von diesem aber durch die Art der Ausmündung und das Fehlen der Queranastomosen. Die Rhabdocölen weisen nicht die Regelmäßigkeit im Bau des Excretionsapparates auf wie die Tricladen. Der Gefäßapparat der Polycladen ist noch wenig bekannt. Die größte Übereinstimmung zeigen die Süßwassertricladen mit der marinen Triclade *Gunda segmentata*, indem Bau und Verlauf der Hauptstämme und die segmentale Anordnung der Knäuelbildungen und der dorsalen Ausmündungen gleich sind. Für die auf der Segmentierung von *Gunda* beruhende Theorie Langs, nach der sich die Anneliden (Hirudineen) von den Cölenteraten (Ctenophoren) durch Vermittlung der Turbellarien (*Gunda*-ähnliche Tricladen) ableiten lassen (*Gunda*- und Gonocöltheorie), ist mit dem Nachweise des segmentalen Baues des Excretionsgefäßsystems der Süßwassertricladen (*Dendrocoelum*) ein weiteres Belegmaterial geschaffen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. Korschelt für die stete Förderung meiner Untersuchungen verbindlichst zu danken.

Marburg, im April 1905.

Literaturverzeichnis.

1867. A. Agassiz, On the young stages of a few Annelids. Annals of the Lyceum of Natural History of New York. Vol. III. 1867.

1902. Ch. R. Bardeen, Embryonic and Regenerativ Development in Planarians. Biological. Bull. Vol. III, Nr. 6. 1902.

1870. E. van Beneden, Etude zoologique et anatomique du genre Macrostomum. Rulletins de l'Academie royale de Belgique. 2me série. T. XXX. 1870.

1885. R. S. Berg, Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos, Zeitschr. f. die ges. Entwicklungslehre. Bd. II. 1885.

1847. E. Blanchard, Recherches sur l'organisation des vers. Ann. des Sc. nat. 3me série. Vol. VII. Paris 1847.

1890. L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1890.

1897. —— Vorläufige Mitteilung über die Exkretionsorgane und das Blutgefäßsystem von Tetrastemma graecense Böhmig. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

1898. L. Böhmig, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.

1902. G. Bugge, Zur Kenntnis des Exkretionsgefäßsystemes der Trematoden und Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XVI. 1902.

1879. O. Bütschli, Exkretorischer Gefäßapparat der Trematoden. Zool. Anz. Bd. I. 1879.

1892. D. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce. Arch. de Biologie. T. XII. 1892.

1828. A. Dugès, Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. Ann. des sc. nat. T. XV. 1828.

1830. —— Aperçu de quelques Observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. Ibid. T. XXI. Paris 1830.

1880. 1881. Jul. Fraipont, Recherches sur l'appareil excréteur des Trematodes et des cestodes. Arch. de Biologie. T. I. 1880 I^e partie; deuxième partie, ibidem T. II 1881.

1881. P. Francotte, Sur l'appareil excréteur des Turbellariés, Rhabd. et Dendrocoeles. Bull. Acad. Bruxelles. 50 Ann. 3 S. T. I. No. 1. (Arch. de Biol. I. II.).

1873. L. v. Graff, Zur Anatomie der Rhabdocölen. Inaug.-Dissert. Straßburg i. E. 1873.

1882. —— Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

1899. —— Monographie der Turbellarien II. (Landplanarien). Leipzig 1899.

1879. P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'Institut zool. de Lille. Fasc. II. 1879.

1887. —— Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Mem. Soc. Sc. Lille (4). T. XVI. 1887.

1894. —— Catalogue des Rhabdocoelides, Triclades et Polyclades du Nord de la France. Lille 1894.

1896. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. X. 1896.

1884. Isao Iijima, Bau und Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

1887. —— Über einige Tricladen Europas. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 1. 1887.

1868. W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abh. der Kgl. Gesellsch. Göttingen. Bd. XIV. 1868.

1879. J. v. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1879.

1886. —— Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Vol. III. 1886.

1902. Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.

1881. —— Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit den Hirudineen und Cölenteraten. Ibid. Bd. III. 1882.

1878. —— Die Konservation der Planarien. Zool. Anz. Bd. I. 1878.

1884. —— Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Fauna und Flora des Golfs von Neapel XI. Leipzig 1884.

1903. —— Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Betrachtungen und Suggestionen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der ernährenden Hohlräume, insbesondere der Articulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. 1903.

1877. E. Metschnikoff, Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien. Not. d. Neuruss. Ges. d. Naturf. Odessa. Vol. V. 1877.

1878. —— Über die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. Zool. Anz. 1878.

1882. —— Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung niederer Thiere. Zool. Anz. Bd. V. 1882.

1832. Mertens, Untersuchungen über den inneren Bau verschiedener in der See lebender Planarien. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. V^me^ série. Sciences mathematiques, physiques et naturelles. Tome second. Pétersbourg 1832.

1890. Ed. Meyer, Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralbl. Vol. X. 1890.

1877. C. J. Minot, Studien an Turbellarien. Arb. zool. zoot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1877.

1874. H. N. Moseley, On the Anatomy and Histologie of the Landplanarians of Ceylon with some accounts of their habits etc. Phil. Trans. Royal Society. London 1874.

1880. Th. Pintner, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers unter besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. III. 1880.

1899. R. C. Punnet, On a collection of Nemerteans from Singapore. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. XLIV. 1899.

1904. H. Sabussow, Über den Bau des Nervensystems der Tricladiden aus dem Baikalsee. Zool Anz. Bd. XXVIII. 1904.

1848. O. Schmidt, Die Rhabdocölen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena 1848.

1852. —— Neue rhabdocölen aus dem nordischen und adriatischen Meere. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien. 1852.

1858. —— Zur Kenntnis der rhabdocölen Strudelwürmer. Akad. Wiss. Wien. 1858.

1860. —— Die dendrocölen Strudelwürmer der Umgebungen von Gratz. Diese Zeitschr. Bd. X. 1860.

1861. —— Über Planaria torva. Diese Zeitschr. Bd. XI. 1861.

1861. —— Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. Ibid. Bd. XI. 1861.

1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

1895. A. Schuberg, Zur Histologie der Trematoden. Arb. zool. Inst. Würzburg 1895.

1902. —— E. Schultze. Aus dem Gebiete der Regeneration. 2. Über die Regeneration der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.

1849. M. Schultze, Über die Microstomeen. Arch. f. Naturg. Bd. XV. 1. H. 1849.

1854. —— Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. Verh. d. physik.-med. Ges. in Würzburg. 1854.

1850. C. T. von Siebold, Über undulierende Membranen. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.

1900. N. M. Stevens, Notes on Regeneration in Plan. lugubris. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XIII. 1900.

1882. Frz. Vejdovský, Esckrecni Apparát Planarii. Sitzungsber. d. K. b. Ges. d. Wiss. Wien 1882.

1895. —— Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.

1894. W. Voigt, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Planarien. Sammelreferat. Biol. Centralbl. Bd. XIV. No. 20/21. 1894.

1892. —— Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Planaria alpina. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

1904. —— Über die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. Verh. Naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande, Westfalen u. des Reg.-Bez. Osnabrück. Jahrg. 61. 1904.

1904. J. Wilhelmi, Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen. Zool. Anz. Bd. XXVII. No. 11 u. 12/13. 1904.

1904. —— Über die Exkretionsorgane der Süßwassertricladen. Ibid. Bd. XXVIII. Nr. 7. 1904.

1897. Woodworth, Contributions to the Morphology of the Planarians. I. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XXXI. 1897.

1897. —— Contributions to the Morphology of the Turbellaria. II. Ibid. Vol. XXXI. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

aex, Ausführungsgänge der Excretionsgefäße;
alm, äußere Längsmuskelfasern;
an, Genitalantrum;
bg, Bindegewebszellen;
bm, Basalmembran;
bz, Basalzelle;
c, Cilien;
ca, Capillare;
co, Querkommissur der Längsnerven;
da, Darmkanal oder Seitenäste desselben;
dr, Drüsen;
dra, Drüsenausführungsgänge;
dts, Dotterstock;
dvm, dorsoventrale Muskelfasern;
e, Epithel des Oviductes;
ek, Ectoderm;
en, Entoderm;
eng, Einmündung der Nebengefäße;
ep, Körperepithel;
epd, Epidermisdurchbohrung der Ausführungsgänge;
exo, Excretionsöffnungen;
g, Gehirn;
ha, Hautmuskelschlauch;
heg, Hauptexkretionsgefäße oder Verzweigungen derselben;
kbg, Knäuelbildung der Gefäße;
kd, Klebdrüsen des Körperrandes;
ln, Längsnervenstämme;
lrz, leere Rhabditenbildungszellen;
mes, Mesenchym;
mp, Membrana propria;
mu, Muscularis;
n, Nucleus;
neg, Nebenstämme des Excretionsgefäßsystems;
nv, Nerven;
ovd, Oviduct;

pg, pigmentiertes Bindegewebe;
ph, Pharynx;
rh, Rhabditen;
rhz, Rhaditenbildungszellen;
vd, Vasa deferentia;
vng, in die Tiefe gehendes Nebengefäß;
vo, vereinigte Oviducte;
wf, Wimperflamme;
wt, Wimpertrichter.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Querschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. 7 μ. Konservierung: Zenker. Färbung: Heidenhain. Dorsal rechts ist der Hauptstamm in zwei Äste, links in vier Äste geteilt; ventral sind keine Gefäße vorhanden.

Fig. 2. Stück eines Sagittalschnittes durch *Dendrocoelum lacteum* (Vorderende). 7 μ. In der Epidermis, die sich etwas abgehoben hat, ist die Durchbohrung kaum wahrzunehmen.

Fig. 3. Querschnitt durch *Polycelis nigra*. 8 μ. Kanäle der rechten Seite. Aus der wabigen Struktur sind die Wassergefäße *heg* kaum herauszuerkennen.

Fig. 4. Querschnitt durch *Dendrocoelum lacteum* (Kanal der rechten Seite). 7 μ. Einmündung eines Nebengefäßes.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch *Dendrocoelum lacteum* (vorderes Ende). 7 μ. Erste Ausmündung des rechten Hauptstammes.

Fig. 6. Stück eines Frontalschnittes durch *Dendrocoelum lacteum*. 8 μ. Wimpertrichter mit Wimperflamme und Basalzelle.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch eine junge *Polycelis nigra* (mittlere Rückenpartie). 5 μ. Knäuelbildung und Ausführungsgang.

Fig. 8. Querschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. 7 μ. Knäuelbildung des rechten Hauptgefäßes.

Tafel XXX.

Fig. 9. Schema der Segmentierung des Darmes und der Excretionsorgane. Die Darmzipfel sind nach einem Totalpräparate von *Dendrocoelum lacteum*, dessen Darm stark mit Nahrung gefüllt ist, gezeichnet. Die Ausmündungen sind nach Befunden auf Sagittalschnittserien eingezeichnet.

Fig. 10—17. Sagittalschnitte durch *Dendrocoelum lacteum*. Die acht Ausmündungen des rechten Hauptgefäßes eines Objektes in der auf dem Schema Fig. 22 gegebenen Anordnung.

Fig. 18. Querschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. 8 μ. Eigenartige Ausmündung eines Hauptstammes.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. Ausführungsgang und Durchbohrung der Epidermis.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. In die Tiefe gehender Nebenstamm des Hinterendes.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch *Dendrocoelum lacteum*. Durchbohrung der Epidermis; zu dem auf Fig. 13 dargestellten Ausführungsgang gehörig.

Fig. 22. Schema der Ausführungsgänge, nach der Verteilung der auf Fig. 10—17 dargestellten Ausführungsgänge zusammengestellt.

Sämtliche Präparate, nach denen die Zeichnungen (Fig. 1—8 und 10—21) angefertigt wurden, sind mit Zenkerscher Lösung konserviert und nach Heidenhain gefärbt.

Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. II.

Von

Dr. C. Hennings
(Rostock).

Mit Tafel XXXI, XXXII und einer Figur im Text.

Einleitung: Material und Methode.

In der ersten, unter dem gleichen Titel erschienenen Arbeit (1904) gab ich eine Beschreibung des Tömösvaryschen Organs bei *Glomeris* nach Bau und Entwicklung; im folgenden werde ich zunächst — im speziellen Teil — die Resultate meiner Untersuchungen an verschiedenen Vertretern der übrigen Myriopoden-Abteilungen mitteilen, um — in einem zweiten Abschnitt — die beschriebenen Organe miteinander zu vergleichen und allgemeine Betrachtungen über ihre Homologie, Phylogenese und Funktion anzuschließen.

Für diesen letzteren Teil ist das System von großer Wichtigkeit und ich lasse daher hier gleich eine systematische Gruppierung der einzelnen Familien folgen. Vorausbemerken will ich jedoch, daß manche der von mir als »Familien« bezeichneten Gruppen neuerlich vielfach als höhere Einheiten: Superfamilien, Sektionen, in einigen Fällen sogar als Subordines und Ordines aufgefaßt und erst ihrerseits wieder in Familien eingeteilt werden. Der Wert dieser letzteren Rangstufe liegt aber doch wohl in ihrer phylogenetischen Bedeutung! Die Myriopodenkunde krankt, wie ich glaube, überhaupt daran, daß zu viel unbegründete Familien und höhere Gruppen neu eingeführt werden: differential-diagnostische Merkmale von so geringer Bedeutung für die Organisation eines Tieres, daß sie in jeder andern Tierklasse kaum zur Begründung einer besonderen Gattung genügen würden, werden bei den Myriopoden ohne weiteres als Familien- und Ordnungs-Charakteristika hingestellt. Namentlich Cook hat darin viel geleistet, seine Diplopoden (1893) werden in nicht weniger als 10

Ordnungen, 18 Unterordnungen und 49 (!) Familien eingeteilt, von denen allerdings ein Drittel Nomina nuda sind.

Das folgende System, das dem Wert der unterscheidenden Merkmale Rechnung tragen will und daher die Zahl der höheren Kategorien beschränkt, ist hier nur bis zu den »Familien« durchgeführt. Den im speziellen Teil gegebenen Beschreibungen, aus denen die Einheitlichkeit jeder »Familie« auch bezüglich des Tömösvaryschen Organs meist klar hervorgeht, ist, soweit es hier erforderlich schien, ein Hinweis auf die von mir acceptierte Gruppierung der Unterfamilien und Tribus vorausgeschickt.

Phylum: Arthropoda.
Subphylum: Atelocerata Heymons 1901.
A. Cladus: Progoneata Pocock 1893.

I. Klasse: Diplopoda Blainville 1844
  1. Subklasse: Chilognatha Latreille 1802
    a) Ordnung: Opisthandria Verhoeff 1894
      1.[1] Familie: Glomeridesmidae
      2. » Glomeridae
      3. » Sphaerotheriidae
    b) Ordnung: Proterandria Verhoeff 1894
      α) Unterordnung: Proterospermophora Verhoeff 1900
        1. Familie: Polydesmidae
        2. » Lysiopetalidae
      β) Unterordnung: Ascospermophora Verhoeff 1900
        1. Familie: Chordeumidae
        2. » Craspedosomatidae
      γ) Unterordnung: Opisthospermophora Verhoeff 1900
        1. Familie: Julidae
        2. » Cambalidae
        3. » Spirostreptidae
        4. » Spirobolidae
    c) Ordnung: Colobognatha Brandt 1834
      1. Familie: Polyzoniidae
      2. » Platydesmidae
  2. Subklasse: Pselaphognatha Latzel 1884
      Familie: Polyxenidae

---

[1] Aus äußeren Gründen ist die Reihenfolge der Familien im speziellen Teil eine etwas andre.

II. Klasse: Pauropoda Lubbock 1866.
  1. Familie: Pauropoda agilia
  2. » Pauropoda tardigrada
III. Klasse: Symphyla Ryder 1880
  Familie: Scolopendrellidae

B. Cladus Opisthogoneata Pocock 1893.

I. Klasse: Chilopoda Latreille 1817.
  1. Subklasse: Anamorpha Haase 1880.
    a) Ordnung: Anartiostigmata Silvestri 1895
      Familie: Scutigeridae
    b) Ordnung: Artiostigmata Silvestri 1895
      1. Familie: Cermatobiidae
      2. » Lithobiidae
      3. » Craterostigmidae
  2. Subklasse: Epimorpha Haase 1880
    a) Ordnung: Paurometamera nom. nov.
      Familie: Scolopendridae
    b) Ordnung: Polymetamera nom. nov.
      Familie: Geophilidae
[II. Klasse: Hexapoda
III. Klasse (?) Onychophora]

Nur einen Teil des zur Untersuchung verwandten Materials konnte ich selbst sammeln (in der jeder einzelnen Familie vorangestellten Speciesübersicht mit * bezeichnet), und dann mit dem von mir zusammengesetzten Pikrin-Salpeter-Chromsäure-Sublimatalkoholgemisch (1900) konservieren, das auch hier stets, schon wie bei *Glomeris*, seine zugleich erweichende und konservierende Eigenschaft bewies. In vielen Fällen, und stets bei außereuropäischen Formen blieb ich auf Alkoholmaterial angewiesen. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimrat Professor Möbius war es mir vergönnt, die reichhaltige Myriopodensammlung des Berliner zoologischen Museums zu benutzen, wofür ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausspreche. Ebenso bin ich Herrn Professor Seeliger, welcher mir in entgegenkommendster Weise einen Arbeitsplatz im hiesigen Institut einräumte, für die freundliche Überlassung der aus dem Museum Godeffroy stammenden Chilopoden zu größtem Danke verpflichtet. Auch Herr Professor Kraepelin besaß die Freundlichkeit, mir einige Stücke des Hamburger Museums abzutreten. Außerdem stellten mir die folgenden Herren Material aus ihren Privatsammlungen zur Verfügung: BRÖLEMANN-Cannes, Dr. R. HINTZE-Berlin, Dr. RIBAUT-Toulouse, H. STITZ-Berlin und Dr. VERHOEFF-Berlin. Allen diesen Herren danke ich für die freundliche Überlassung von zum Teil recht wertvollem Material verbindlichst.

Die in Alkohol konservierten Stücke boten der Technik zunächst außerordentliche Schwierigkeiten: die Diplopoden waren zum Teil bisher der mikroskopischen Schnittmethode vollkommen unzugänglich geblieben; bei ihnen wird das Hautskelet nicht nur durch den eingelagerten Kalk so hart, sondern das Chitin bleibt auch nach der Entkalkung mit den bekannten Mitteln spröde und brüchig, und splittert beim Schneiden, ganz abgesehen davon, daß jene Mittel auf die histologischen Details zerstörend wirken. Auch die Chilopoden sind trotz ihres Kalkmangels kaum bequemere Objekte. Ich habe daher stets das Alkoholmaterial einer Behandlung mit dem obengenannten Gemisch unterworfen, das hierbei dann allerdings nicht mehr konservierend, sondern nur kalklösend und chitinerweichend wirkt. Bei größeren, besonders kalkreichen Stücken ist dabei einige Vorsicht geboten, indem bei zu schneller Übertragung der Objekte aus dem Alkohol in das Gemisch die aus dem kohlensauren Kalk freiwerdende Kohlensäure in Blasen entweicht und große Defekte veranlassen kann. Ich wandte daher jenes Gemisch in solchen Fällen zunächst in starker Verdünnung an (1 Teil Gemisch auf 3 Teile 90%igen Alkohol), erhöhte dann allmählich den %-Gehalt an Gemisch und führte erst zuletzt (nach 8—12 Stunden) in das konzentrierte Gemisch über, in welchem die Objekte je nach der Größe 1—4 Tage verblieben. Trotzdem war beim Schneiden die Anwendung von Mastix-Kollodium fast immer nötig, doch konnte ich bei Benutzung aller sonstiger Vorsichtsmaßregeln (Entfernen der bei Alkoholmaterial leider nicht seltenen Luftbläschen durch erwärmten absoluten Alkohol, Einbetten in Paraffin von niedrigem und dann erst von höherem Schmelzpunkt usw.) Schnitte von nur wenigen μ Dicke erzielen. Bisweilen erwiesen sich aber gerade dickere Schnitte (von 8—10 μ) als günstiger, namentlich war dies der Fall dort, wo es sich um die Erkennung topographischer Verhältnisse der Chitinteile des Organs handelte. Diente solch ein dickerer Schnitt als Grundlage für die Beschreibung oder Zeichnung, so habe ich dies stets ausdrücklich hervorgehoben.

Die Färbung geschah zumeist mit Hämatoxylin; Doppelfärbungen gelangten zwar auch zur Anwendung, so besonders die Zusammenstellung Ammoniak-Karmin-Methylenblau (nach REHM), doch boten sie keine Vorteile dem einfachen Delafieldschen Hämatoxylin gegenüber; dieses bewährte sich vorzüglich, namentlich auch in der Differenzierung der chitinigen Elemente: dünnblättriges Chitin wird graublau gefärbt, dichtere Schichten behalten ihre gelbe bis braune Farbe.

Da mir von privater Seite Zweifel an der unbegrenzten Brauchbarkeit der von mir zusammengesetzten Konservierungs- und Chitinerweichungsflüssigkeit geäußert waren, so glaubte ich hier nochmals ausführlich die von mir befolgte Methode darlegen zu müssen: ob jenes Gemisch für alle Arthropoden in gleicher Weise verwendbar ist, erscheint auch mir infolge der großen Variabilität des Gliedertierskelets zweifelhaft: für die Myriopoden jedoch habe ich kein besseres Mittel finden können.

Spezieller Teil.

Vorbemerkung: Für jede von mir untersuchte Form mache ich zuerst einige Angaben über den Kopf im allgemeinen; für diesen sowohl wie für das Organ gebe ich in der Regel genaue Maße an, da das Prävalieren des einen oder des andern Teils für die vergleichende Betrachtung von großer Wichtigkeit sich erweist. Standen mir, was mit wenigen Ausnahmen stets der Fall war, mehrere Stücke der beschriebenen Species zur Verfügung, so gelten die Maße für ein reifes mittelwüchsiges Exemplar.

I. Glomeridae.

3)[1] *Gervaisia costata* var. *multiclavigera* Verh.

a. Der Kopf (Fig. 1).

Von Latzel (1880) wird der Kopf der *Gervaisia* mit einem abgestumpften Dreieck verglichen; er hat jedoch in seiner äußeren Form so viel Ähnlichkeit mit dem der andern Glomeriden, daß ich ihn ebenfalls auf die Grundform einer in der Mitte der Fläche halbierten bikonvexen Linse zurückführen möchte: auch hier ist die Sagittalachse kleiner als die Perlateralachse; wie bei *Typhloglomeris* verhalten sich diese beiden zueinander wie 3 : 5. *Gervaisia* hat, als die kleinste bekannte Glomeride auch die kleinsten Kopfmaße: die Perlateralachse beträgt 1,25 mm, die Sagittalachse 0,75 mm. Die drei von mir untersuchten Genera dieser Familie verhalten sich demnach folgendermaßen:

---

[1] 1) *Glomeris marginata* Villers, 2) *Typhloglomeris coeca* Verh.; über beide vgl. meine frühere Arbeit 1904.

	Glomeris	*Typhloglomeris*	*Gervaisia*
Perlateralachse	3,5 mm	2 mm	1,25 mm
Sagittalachse	2,5 »	1,2 »	0,75 »
Verhältnis der Perlateral- zur Sagittalachse	7 : 5	5 : 3	5 : 3

Das Pigment war bei *Glomeris* von schwarzer Farbe und unterlagerte überall am Kopf das Chitin in dicker Schicht; bei *Gervaisia* ist es braun und nicht einheitlich, sondern in einzelnen Flecken von 6—15 μ Durchmesser aufgelöst; es findet sich auch nicht auf dem ganzen Kopf, vielmehr bleiben eine ziemlich breite Zone am Vorderrand, sowie eine Stelle zwischen den Antennen und kleinere Streifen rechts und links am Hinterrand frei. Auch die Fühler sind nur schwach gefärbt und bei ihnen sowohl wie am Kopf selbst kann man auf einem Kanadabalsampräparat die Muskulatur deutlich durchscheinen sehen. Nur das Pigment der Augen, die in wechselnder Zahl (4—6) seitlich am Kopfe stehen, ist tiefschwarz.

b. Das Organ.

Zwischen der Antennenbasis und den Augen liegt jederseits die Schläfengrube, die, wie ich gleich bemerken möchte, große Ähnlichkeit mit der der bisher untersuchten Glomeriden besitzt. — Betrachten wir zunächst die äußere Form des Organs: Heller (1857) spricht von einer »länglichovalen Grube wie bei den übrigen Glomeriden«, Latzel (l. c.) charakterisiert sie besser als »hufeisenförmig bis fast kreisförmig«. In der Tat ist das Organ, das bei *Glomeris* und *Typhloglomeris* ausgesprochen hufeisenförmig langgestreckt — Längsachse in der Kopfperlateral-, Querachse in der Kopfprinzipalachse gelegen — erschien, hier fast kreisförmig. Ein Vergleich der Längen- und Breitendimensionen veranschaulicht dies am besten:

	Glomeris	*Typhloglomeris*	*Gervaisia*
Größte Länge des Organs	576 μ	374 μ	210 μ
Größte Breite des Organs	357 »	255 »	190 »
Verhältnis der Länge zur Breite wie	1 : 1,6	1 : 1,5	1 : 1,1

Die Form des Organs ist also, obgleich ebenfalls zweischenklig, fast kreisförmig. Zapfen und gespaltene Chitindecken erscheinen wie bei den zwei andern Gattungen. Die Lage ist insofern eine etwas andre, als der Hufeisenbügel nicht mehr den Augen am nächsten liegt, sondern etwas nach vorn und außen gerückt ist, so daß er den vorderen Kopfrand berührt. Was die histologischen Verhältnisse anbetrifft, so ist die Übereinstimmung der drei Genera eine so vollständige, daß ich für *Gervaisia* von der bildlichen Darstellung absehen und auf die Fig. 3—7 meiner ersten Arbeit verweisen kann. Es sei nur betont, daß auch hier der »Zapfen« medial am dicksten ist und laterad an Dicke abnimmt, daß der »Sinneswulst« einen ebenfalls vollkommen einheitlichen Chitinüberzug aufweist, der nirgends von Poren durchsetzt ist, und daß der Nervus Tömösvaryi in derselben Weise vom Protocerebrum entspringt. Nur die phaosphärenartigen Körnchen, die in größerer oder geringerer Menge in den distalen Enden der Sinneszellen dort sich fanden, habe ich bei der allerdings nur geringen Anzahl von Exemplaren, die mir zur Verfügung stand, nicht gefunden.

c. Vergleichendes.

Bevor ich diese Familie verlasse, erscheint es mir nötig, die relative Größe des Organs bei den drei untersuchten Genera zu vergleichen. Es stellt sich

das Verhältnis von Organlänge zur Kopfperlateralachse

bei *Glomeris*	auf	0,576 : 3,5	mm,	das	heißt	auf	1 : 6,07
bei *Typhloglomeris*	»	0,374 : 2	»	»	»	»	1 : 5,35
bei *Gervaisia*	»	0,210 : 1,25	»	»	»	»	1 : 5,95

Mithin ist also das Organ bei der blinden *Typhloglomeris coeca* am kleinsten!

d. Systematisches.

Die Gervaisien als eine besondere Familie von den Glomeriden abzutrennen, wie dies Cook (1893) und ebenso Silvestri in seinem groß angelegten Diplopodenwerk (1903) tut, scheint mir unter anderm gerade auch im Hinblik auf die für die ganze Gruppe so überaus charakteristischen Bildung der Tömösvaryschen Organe als nicht angebracht.

II. Glomeridesmidae.

Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goudot.

Von dieser auf vereinzelte Gebiete Südamerikas beschränkten und daher selten zur Untersuchung gelangenden kleinen Familie konnte ich als einzigen Vertreter die genannte Art und diese auch nur in dem einzigen Exemplar des Berliner Museums untersuchen.

Brölemann (1898) gibt eine gute Beschreibung der Familie und speziell auch dieser Art; bei ihm finden sich auch einige Details über den Kopf; da aber meines Wissens eine Abbildung des letzteren nicht existiert, so gebe ich eine solche in Fig. 2: seine Form hat große Ähnlichkeit mit der des Glomeridenkopfes, nur erscheint er in rostro-caudaler Richtung verlängert, so daß seine Prinzipalachse der Perlateralachse gleichkommt; beide messen 1,5 mm. Die dorsoventralen Dimensionen sind proximal am größten, sie betragen hier 1 mm. Pigment von bräunlicher Farbe findet sich in den centralen Partien des Clypeus, fehlt dagegen der Oberlippe und den Wangen; ebenso fehlen Augen. Brölemann erwähnt nun »une cavité profonde subcirculaire, à fond jaune paille, en arrière de chacune des antennes«. Dieses Gebilde ist das Tömösvarysche Organ! Am auffallendsten erscheint seine Größe, welche der der Antennengrube gleicht: sein Durchmesser ist 0,25 mm, verhält sich also zur Kopfprinzipalachse wie 1 : 6. — Die Gestalt des Organs ist kreisförmig, der Rand tritt recht stark hervor, unterscheidet sich jedoch in der Farbe nicht von seiner Umgebung. (In der Abbildung wurde er der Deutlichkeit wegen etwas zu stark betont.) Da bei der Seltenheit des Objektes Schnitte nicht angefertigt werden konnten, auch meine vielfachen Versuche, zu diesem Zweck Material zu erhalten, erfolglos blieben, so muß ich mich auf die Beschreibung dessen beschränken, was ich mit stärkster Lupenvergrößerung am unverletzten Tiere beobachten konnte: die Grube ist sehr flach, die Farbe im Innern läßt auf eine sehr dünne Chitindecke schließen, die einheitlich, nicht porös erscheint; ein komplizierter Verschlußapparat, wie er uns bei den Glomeriden entgegentrat, fehlt durchaus; die Sinneszellen liegen allem Anschein nach dicht unter der Chitindecke.

III. Sphaerotheriidae.

1) *Sphaeropoeus sulcicollis* Karsch.
2) *Sphaerotherium* sp. *incerta* aus Sumatra.

a. Der Kopf beider Formen (Fig. 3).

Die Gestalt des Kopfes stimmt bei beiden Gattungen vollkommen überein: sie gleicht ungefähr einem Ellipsoid. Die dorsoventralen Dimensionen sind in der Mitte am größten; die Dorsoventralachse und die Prinzipalachse sind gleich lang und messen bei der kleineren

Form (1) je 5, bei der größeren (2) je 7 mm; die Perlateralachse beträgt 10 bzw. 14 mm. Schwarzes, dem Chitin unterlagerndes Pigment fehlt überall; die Farbe ist ein je nach der Dicke des Chitins helleres oder dunkleres Braun. Der Clypeus senkt sich rechts und links ziemlich plötzlich steil nach unten: hier, also ganz seitlich am Kopf, liegen die Antennengruben, die in dorsoventraler Richtung stark verlängert sind: so können sie, gewissermaßen als eine schützende Rinne, die basalen Fühlerglieder aufnehmen, zumal die Fühler nicht im Centrum der Grube, sondern ziemlich weit oben inserieren. — Die Augen stehen noch auf dem horizontalen Teil des Clypeus, aber ganz an den seitlichen Rand herangerückt in einem Haufen jederseits beisammen, bis auf einen versprengten Ocellus, welcher nach unten an den lateralen Rand der Antennengrube verschoben ist; das Augenpigment ist bläulich bis grünlich-bläulich.

Zwischen der Hauptgruppe der Augen und der Basis der Antennen, noch oberhalb und mediad von dem versprengten Ocellus, sieht man bei *Sphaeropoeus* sowohl wie bei *Sphaerotherium* jederseits eine kreisrunde, von einem dicken Chitinrand umwallte Öffnung, das Schläfenorgan bzw. den Eingang zu demselben. Der Rand ist dunkler gefärbt als seine Umgebung und ragt etwas über diese hervor; das ganze Gebilde hat bei beiden Tieren einen Durchmesser von 180 bis 200 μ, je nach der individuellen Größe, die gerade bei dieser Familie recht beträchtlich zu schwanken scheint; bei der größeren Form (2) ist die Eingangsöffnung mithin relativ kleiner als bei der schmächtigeren zweiten Form (1), sie erreicht daher auch bei jener nicht die Größe der Nachbarocellen, während sie bei *Sphaeropoeus* ihnen nicht nur gleichkommt, sondern sie auch oft noch übertrifft.

Bourne, der einzige, welcher sich darüber äußert (1886), das Organ gesehen zu haben, vermochte seinen feineren Bau nicht zu erkennen, da es ihm nicht gelang, die technischen Schwierigkeiten zu überwinden[1].

b. Das Organ bei Sphaeropoeus (Fig. 4 u. 5).

An den oben erwähnten Chitinrand schließt sich eine Röhre an, die 200 μ lang ist und schräg nach innen, medianwärts, verläuft. Die Wand dieser Röhre besteht aus verschieden dickem Chitin (4—8 μ), das auf den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten eine blaugrüne Farbe aufweist, und springt mit zahlreichen Falten in das Lumen hinein, wodurch die Röhre stellenweise den Eindruck hervorruft, als verliefe sie zickzackförmig. Der Röhrendurchmesser ist infolge dieser Wandfaltung ein wechselnder, er schwankt zwischen 40 und 180 μ. Außerdem trägt das Chitin an der dem Lumen zugekehrten Seite zahlreiche unregelmäßig zerstreut stehende Zähnchen, deren Länge 4—6 μ beträgt. An der Außenseite ist die Röhre wie in einen Mantel von einer dichten Hypodermisschicht — der Deutlichkeit wegen in den Figuren fortgelassen — eingehüllt, die distalwärts kontinuierlich in die Matrix des oberflächlichen Kopfchitins übergeht (Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch die Röhre dar, nach einem Transversalschnitt durch den Kopf, Fig. 5 einen Längsschnitt durch das ganze Organ, nach einem Frontalschnitt). — An ihrem proximalen, d. h. also inneren Ende erweitert sich die Röhre zu einer »Endblase«, deren Durchmesser, senkrecht zur Längsrichtung der Röhre gemessen, 80 μ beträgt und deren gleichfalls chitinige Wand mehr den gelblich-braunen Farbenton des äußeren Organrandes besitzt, also nicht vom Hämatoxylin tingiert ist. Der Boden dieser Endblase, d. h. ihr der Mündung der Röhre entgegengesetzter Teil, ist nach innen, in die Blase hinein, eingestülpt und bildet die Oberfläche und Decke des »Sinneswulstes«. Hier ist das Chitin zart, nur 3 μ dick, und erscheint bläulich-grün durch das Hämatoxylin getönt; aber auch hier ist keine Spur von Poren oder Kanälen zu sehen, der Chitinüberzug ist überall durchaus einheitlich. — Der Wulst selbst wird gebildet von schmalen, langgestreckten Sinneszellen, die an seinen Rändern in die Zellen des Hypodermismantels übergehen.

---

[1] Er sagt darüber folgendes: »all my attempts to cut sections of it, or to make a preparation fit for microscopical examination, failed. I tried several times, but unsuccessfully, to dissect out the organ from the chitin, that surrounds it«.

Die Innervation dieser percipierenden Elemente geschieht durch feine Ausläufer des Nervus Tömösváryi, welcher von einer, deutliche Kerne zeigenden Membran umhüllt ist, zwischen seinen Fibrillen zahlreiche Neurogliazellen erkennen läßt und aus dem Protocerebrum, und zwar aus dem Lobus frontalis, dicht neben dem Lobus opticus, entspringt.

c. Das Organ bei Sphaerotherium.

In vorstehendem sind die Verhältnisse geschildert, wie sie sich bei *Sphaeropoeus* erkennen lassen; *Sphaerotherium* unterscheidet sich von diesem jedoch nur ganz unwesentlich: die Endblase ist etwas größer, ihr Durchmesser beträgt 100 μ, und damit wird auch der Sinneswulst und der Nerv entsprechend größer; auf den relativen

Größenunterschied der äußeren Eingangsöffnung habe ich bereits oben hingewiesen. Im übrigen sind keine Unterschiede bemerkbar.

Die phaosphärenartigen Körnchen, die ich bei *Glomeris* beschrieb, habe ich bei *Sphaerotherium* niemals, bei *Sphaeropoeus* nur bei einem einzigen Individuum finden können; sie zeigten sich gleichfalls gelblich und stark lichtbrechend, aber im Gegensatz zu *Glomeris* waren sie stets mehr oder weniger kugelig und von ziemlich konstanter Größe, nämlich 3—4 μ im Durchmesser. (Es sei gleich hier erwähnt, daß ich diese Körnchen bei keinem andern Myriopoden wiedergefunden habe.)

d. Die Chitingebilde.

Mit einigen Worten möchte ich jetzt noch näher auf die eigentümlichen Verhältnisse der chitinigen Gebilde eingehen, da sie für die allgemeinen Betrachtungen im zweiten Teil von Wichtigkeit sind.

Nach Krawkoff (1893) gibt es erstens verschiedene Chitine, die als Stickstoffderivate (Aminderivate) verschiedener Kohlehydrate (z. B. Cellulose, Glykogen, Dextrin, Zucker) zu unterscheiden sind, und zweitens ist kein Chitin frei in den Chitingebilden enthalten, sondern stets in lockerer chemischer Verbindung mit Proteinkörpern. Da der russische Forscher z. B. für *Scorpio* mindestens zwei verschiedene Chitinarten nachgewiesen hat, so möchte es zunächst zweifelhaft erscheinen, ob die Unterschiede zwischen dem »Röhren«- und dem »Blasen«-Chitin auf Verschiedenartigkeit der betreffenden Chitine als chemischer Körper oder aber auf Verschiedenartigkeit der Verbindung ein und desselben Chitins mit Proteinkörpern zurückzuführen sei. Nach meinen Erfahrungen glaube ich jedoch konstatieren zu können, daß jede Myriopodenform ein für sie charakteristisches Chitin besitzt; Chitingebilde erscheinen demnach um so dunkler, je mehr eigentliches Chitin sich in ihnen abgelagert hat. (Dabei darf natürlich kein echtes Pigment vorhanden sein!) Dunkle Stellen werden also seit längerer Zeit chitinisiert sein, mithin auch älter sein, als helle. In dieser Beziehung ist es von großer Bedeutung, daß das Chitin der ganz ins Innere versenkten Blase gelbbraun ist, ähnlich der Kopfoberfläche, während das Rohr als Verbindungsstück beider, hell und so arm an eigentlichem Chitin, bzw. so reich an Proteinkörpern erscheint, daß es von Hämatoxylin gefärbt wird.

e. Systematisches.

Silvestri (1903) stellt die beiden hier behandelten Gattungen als Repräsentanten zweier Familien, der Sphärotheriiden und der

Zephroniiden, einander gegenüber. Die Merkmale, in denen beide übereinstimmen und zu denen auch die Schläfengruben gehören, besitzen jedoch meines Erachtens gegenüber den immerhin geringfügigen Unterschieden eine solche Bedeutung, daß ich mich seiner Auffassung nicht habe anschließen können.

IV. Lysiopetalidae.

1) *Lysiopetalum carinatum* Brdt.*
2) *Himatiopetalum ictericum* Verh.
3) *Apfelbeckia Lendenfeldii* Verh.
4) *Dorypetalum degenerans* Latzel.
5) *Callipus foetidissimus* var. *ligurinus* Verh.
6) *Lysiopetalide* gen. et. spec. incert. aus Deutsch-Ostafrika.

Vorbemerkung: Systematisches.

Verhoeff hat eine Gruppieruung der diese Familie bildenden Genera gegeben (1900a); die untersuchten Formen verteilen sich in folgender Weise auf seine Unterabteilungen; es gehören: 5) zur Subfamilie Callipodinae, die übrigen (ausschl. 6), über dessen Stellung ich nichts aussagen kann, da es sich um ein ♀ handelt) zur Subfamilie Lysiopetalinae, nnd zwar 1) zur Tribus Lysiopetalini, 2) und 3) zu den Apfelbeckiini, 4) zu den Dorypetalini.

a. Der Kopf von Lysiopetalum carinatum (Fig. 6).

Seine Form nähert sich wieder, wie dies schon bei den Glomeriden der Fall war, einer in der Mitte der Fläche halbierten bikonvexen Linse; die Höhe ist in der Mitte der Hinterfläche am größten, 1,5 mm, um nach vorn und nach den Wangen hin allmählich abzunehmen. Die Breite beträgt am proximalen Ende 3 mm, ungefähr ebenso groß ist die Längenausdehnung vom Hinterhauptsloch bis zum Vorderrand des Clypeus. Letzterer selbst ist mäßig gewölbt und fällt allmählich von seinem höchsten Punkt nach vorn und nach den Seiten hin ab. — Diese Schilderung gilt jedoch nur für das ♀; beim ♂ ist der Kopf, wie in der Regel bei dieser Familie, nicht gewölbt, sondern tief kreisförmig eingedrückt, was mit der eigentümlichen Stellung der Geschlechter bei der Copulation zusammenhängt. Es hat aber dieser Unterschied in der Kopfform keine Lageverschiedenheit der Kopfsinnesorgane zur Folge, so daß wir ihn im folgenden außer acht lassen können. — Schwarzes Pigment liegt als dünne Schicht dichtgedrängter kleinster (nur 0,6 μ messender) schwarzer Körnchen unter dem Chitin und erstreckt sich tief zwischen die Hypodermiszellen hinein: der ganze Kopf erhält dadurch eine grauschwarze Farbe. (Von der rötlich- bis gelblichbraunen Zeichnung, die als zwei unterbrochene Linien auf dem Rücken über sämtliche Zonite hinzieht, ist am Kopf nichts zu bemerken.) Die Fühlergruben sind nur mäßig groß (450 μ im Durchmesser) und ziemlich seitlich gelegen, die Antennen sind dünn und außerordentlich lang (8—10 mm): wohl die längsten aller Diplopodenfühler finden sich in dieser Familie, da sie den Kopf oft um das Dreifache an Länge übertreffen. Die Augen, gleichfalls mit schwarzem Pigment (doch erreichen hier die Körnchen die Größe von 1 μ und darüber), und gewöhnlich zu 45 jederseits gelegen, bilden zusammen je ein Dreieck, dessen eine nach vorn gewandte Ecke bis dicht an die Antennengrube heran, bzw. in diese hineinreicht.

b. Das Organ derselben Form (Fig. 7 u. 8).

In dem Winkel, den die Antennengrube mit dem Augendreieck bildet, liegt jederseits eine kreisrunde Vertiefung, der äußere Eingang des Tömösvaryschen Organs. Die Grube ist kaum größer als ein Ocellus: ihr lichter Durchmesser beträgt 50 μ, verhält sich also zur Kopfprinzipalachse wie 1 : 60; ihr Rand ist etwas erhaben, gleichfalls kreisförmig und bräunlich tingiert, da hier das Chitin besonders stark ist, das schwarze Pigment dagegen fehlt. Dieser Porus führt in eine 25 μ im Durchmesser große, blasige Erweiterung des oberflächlichen Kopfchitins (dieses letztere zeigt recht verschiedene Dicke, zwischen 18 und 24 μ, ist aber in der Gegend der Sinnesorgane, natürlich mit Ausnahme der Antennengelenkhaut, am kräftigsten entwickelt). Die Blase weist schwache Zähnchenbildung auf und führt in eine Röhre, welche schräg, ungefähr 75 μ tief, sich nach innen und hinten erstreckt. Diese Röhre ist am engsten an ihrer Einmündungsstelle in die »Vorblase«: hier wird der Eingang durch kräftige Zähnchen bis auf 6 μ verschmälert, proximad nimmt sie dann allmählich an Durchmesser zu; ungefähr von der Mitte ab beträgt dieser 18 μ. — Ferner läßt die Röhre zwei ungleich große Abschnitte unterscheiden: der äußere, kleinere (25 μ lange) liegt in dem allgemeinen Chitinskelet des Kopfes, das mit nur wenigen kleinen Zähnchen in sein Lumen hineinragt. Der proximale, größere Teil (von 50 μ Länge) besitzt eine eigne Chitinwand, die nur 2—3 μ stark, aber auf Schnitten nicht von Hämatoxylin tingiert sondern gelb gefärbt ist und als Fortsetzung des Kopfchitins erscheint. Das

Eigentümlichste an der Röhre ist aber ein kegelförmiger Zapfen, der von ihrem Boden sich erhebend, etwa 50 μ weit distalwärts in das Lumen hineinragt. Auch er ist mit Chitin bekleidet, das jedoch außerordentlich dünn ist (kaum 2 μ dick) und im gefärbten Präparat blau erscheint; sein Durchmesser beträgt an der Basis 12,5 μ, sein Inneres ist erfüllt von den feinsten Ausläufern der Sinneszellen (s. u.). Die Hypodermis ist in der Umgebung der Röhre pigmentfrei und viel stärker entwickelt als am übrigen Kopf; sie hüllt den proximalen größeren Teil der Röhre vollkommen ein. — Fig. 7 stellt einen Längsschnitt durch das Organ dar, nach einem Frontalschnitt durch den Kopf.

Der nervöse Apparat ist folgendermaßen beschaffen: das innere Ende der Röhre ist umgeben von einer rundlichen Anhäufung von Sinneszellen, die in ihrem breiteren der Röhre abgekehrten Teil den Kern zeigen; an der entgegengesetzten Seite sind sie in feine Ausläufer ausgezogen, die in den kegelförmigen Zapfen eindringen und diesen so zu dem eigentlichen percipierenden Abschnitt des ganzen Organs machen. Dieses Sinnesepithel steht in engstem Zusammenhang mit dem Hypodermismantel und erscheint gleichsam als Fortsetzung desselben. Fig. 8 gibt einen etwas schiefen Querschnitt durch den innersten Teil des ganzen Organs wieder: das Präparat läßt Röhrenende und Zapfen, beide schief getroffen, sowie die Sinneszellen gut erkennen. — Der Nervus Tömösvaryi entspringt unter bzw. neben dem Nervus opticus aus dem Lobus frontalis; die Grenze beider ist jedoch, namentlich gehirnwärts, sehr schwer zu bezeichnen; jedenfalls erscheint der Tömösvarysche Nerv dem sehr starken Sehnerven gegenüber als recht schmächtig. (Einige nähere Angaben über das Lysiopetaliden-Gehirn finden sich im allgemeinen Teil.)

c. Die andern Vertreter der Familie.

Der Bau des Kopfes ist bei allen der gleiche wie bei *Lysiopetalum carinatum*; auch in der Lage des Organs zeigt sich nirgends eine Abweichung, d. h. es findet sich stets in dem Winkel, den die Antennengrube mit dem Augendreieck bildet. (Blinde Formen sind aus dieser Familie bisher nicht bekannt geworden.) — Die bei den pigmentierten Formen fast stets vorhandene hellere Rückenlängsbinde setzt sich nirgends auf den Clypeus fort, so daß der Kopf stets einfarbig erscheint.

1) *Himatiopetalum ictericum* Verh.

Der Kopf sieht (wie auch der ganze Körper) bis auf die Augen hellgelb aus, es fehlt also anscheinend — Schnittpräparate konnte ich nicht anfertigen — jedes Pigment und das Chitin ist nur dünn geschichtet. An dem, von den tiefschwarzen Ocellen gebildeten Dreieck ist der vordere Winkel abgestutzt. Der Durchmesser des Organs beträgt fast das Doppelte eines Einzelauges; die Grube tritt nicht allzu deutlich hervor, ihr Rand ist kaum anders gefärbt als die Umgebung; dagegen läßt sich bei der Durchsichtigkeit des pigmentlosen Chitins der Verlauf der schief nach innen und hinten sich erstreckenden Röhre deutlich verfolgen.

2) *Apfelbeckia Lendenfeldii* Verh.

Das ♂ hat dieselbe Kopfform wie das ♀, der Clypeus ist also nicht grubig eingesenkt, wie sonst stets bei dieser Familie. Die Augendreiecke besitzen scharf ausgesprochene Winkel, die Farbe des Kopfes ist ein dunkles Grauschwarz, von dem sich der tiefbraune Randwulst des Organs gut abhebt. Die Eingangsöffnung des letzteren besitzt fast den doppelten Durchmesser einer Ocelle.

3) *Dorypetalum degenerans* Latzel

ist bei einer Länge von 15—20 mm der kleinste aller bekannten Lysiopetaliden und zugleich der nördlichste. Seine Farbe ist ein dunkles Graubraun. Das Augendreieck ist ziemlich weit von der Antennengrube abgerückt, doch zeigt die Lage des Organs auch hier keine Veränderung. Der Durchmesser seiner dunkel umrandeten Eingangsöffnung beträgt annähernd das Doppelte eines Einzelauges.

4) *Callipus foetidissimus* var. *ligurinus* Verh.

Am Augendreieck ist der den Fühlern zugekehrte Winkel bogig abgestutzt; dichtes Pigment läßt den Kopf grauschwarz erscheinen, von welchem Grundton sich der dunkelbraune Rand des Organs sehr deutlich abhebt. Der Durchmesser seiner Eingangsöffnung ist kaum größer als der eines Ocellus.

5) *Lysiopetalide*, genus et species incert.

Dieses Exemplar konnte ich schneiden: es bot auch in allen histologischen Verhältnissen vollkommene Übereinstimmung mit *Lysiopetalum carinatum*. Die Farbe des Kopfes ist schwarz, die Rückenzeichnung ist vorhanden.

Endlich sei noch erwähnt, daß Latzel (l. c.) außer für *L.*

carinatum auch für *L. insculptum* L. Koch einen »zwischen den Fühlern und Augen befindlichen deutlichen Porus« angibt. Diese Form stand mir nicht zur Verfügung, doch kann es sich hier nur um das Tömösvarysche Organ handeln.

d. Vergleichendes.

In topographischer wie in morphologischer Beziehung zeigt die Schläfengrube bei den Vertretern dieser Familie eine außerordentliche Übereinstimmung; es hat dies nichts Auffälliges, da die einzelnen Formen auch sonst eine sehr nahe Verwandtschaft bekunden, die so weit geht, daß sie alle noch von Latzel (l. c.) einer einzigen Gattung, eben *Lysiopetalum*, subsumiert werden. Die von Verhoeff (1900) vorgenommene Einteilung bezieht sich hauptsächlich auf die Copulationsfüße.

V. Polydesmidae.

1) *Strongylosoma Guerini* Gerv.
2) *Orthomorpha coarctata* Sauss.
3) *Prionopeltis tenuipes* Attems.
4) *Polydesmus complanatus* L. *
5) *Polydesmus collaris* C. Koch.
6) *Fontaria limax* Sauss.
7) *Eurydesmus* (*Euryzonus*) *laxus* Gerst.
8) *Euryurus uncinatus* Peters.

---

9) *Oniscodesmus rubriceps* Peters.
10) *Oniscodesmus aurantiacus* Peters.
11) *Cryptodesmus gabonicus* Luc.

Vorbemerkung: Systematisches und Historisches.

Den von Attems (1899/1900) aufgestellten Subfamilien ordnen sich diese Arten in der Weise ein, daß 1) und 2) den Strongylosominae, 3) den Sulciferinae, 4) und 5) den Eupolydesminae, 6) den Trachelodesminae und 7) den Eurydesminae angehört; der letzteren Unterfamilie reiht sich 8) an. Eine etwas isolierte Stellung im Polydesmidensystem nehmen die Sphaeriodesmiden und Cryptodesmiden ein, weshalb sie auch hier gesondert betrachtet werden sollen (siehe c und d); von den ersteren konnte ich zwei — 9) und 10) — von letzteren eine — 11) — Form untersuchen.

Auf die Größe, Ausbildung und Färbung des Kopfes bei den genannten Formen hier näher einzugehen, erübrigt sich für mich, da alles dies in der genannten erschöpfenden Monographie von ATTEMS ausführlich behandelt wird. Betonen möchte ich nur, daß der Kopf bei dieser Familie sehr in die Breite entwickelt ist: die Perlaterale beträgt fast das Doppelte der Höhe, während diese kaum hinter der Längendimension zurücksteht. Für *Eurydesmus laxus*, die größte der untersuchten Arten und wohl überhaupt einer der größten Vertreter der Familie, ergeben sich folgende Maße: Höhe 4 mm, Länge 4,75 mm, Breite 8 mm.

Nach dem Gesagten kann ich mich also auf die Beschreibung des Organs beschränken, das auch von ATTEMS (l. c.) erwähnt wird; er gibt sogar eine kleine Skizze seiner Lage, geht aber bei der fast ausschließlich systematischen Bedeutung seiner Monographie nicht näher auf diese Gebilde ein. Bereits früher scheint STUXBERG (1877) das Organ beobachtet zu haben, er bildet wenigstens einen *Polydesmus clavatipes*[1] nov. sp. ab, der dicht hinter der Einlenkungsstelle der Fühler eine schwach angedeutete Grube zeigt; im Text wird sie nicht erwähnt. Noch viel früher endlich, als STUXBERG, hat GERVAIS (1847) zweifellos das Organ aufgefunden; er sagt, nachdem er von der »petite fossette chez les Gloméris« gesprochen, wörtlich: »on trouve encore un indice de la même disposition dans certaines espèces exotiques de Jules et de Polydesmes, mais d'une manière moins évidente.«

a. Das Organ bei Eurydesmus laxus (Fig. 9—11).

Von den Antennen, deren Insertionsstellen der Mediane sehr genähert sind, geht nach rechts und nach links je eine Furche nach außen und etwas nach hinten, in welche die Fühlerbasis sich hineinlegen kann. In dieser Furche sehen wir dicht hinter den Antennen das Organ, eine birnförmige Grube, deren stumpfes Ende mediad, deren zugespitztes laterad gerichtet ist. Ihre Länge beträgt etwas über $1/2$ mm (genau 550 μ), ihre größte Breite 425 μ. Fig. 9 stellt den ganzen Kopf in der Ansicht von rechts dar, Fig. 10 zeigt ein aus der rechten Kopfoberfläche herausgeschnittenes und mit Kalilauge behandeltes (aber nicht entkalktes) Stück des Kopfskelets mit dem Organ und einem Teil der Antennengrube. Gerade die Behandlung mit Kalilauge läßt die eigentümliche Skulpturierung des Kopfes — nach ATTEMS ist dieser »fein eingestochen punktiert« — gut erkennen.

---

[1] Nach ATTEMS (l. c.) ist diese Form infolge der unzureichenden Beschreibung nicht wieder zu erkennen, eine Identifizierung jener Grube mit den TÖMÖSVARYschen Organen war mir daher nicht möglich.

Das Skelet ist außerordentlich reich an Kalk (nach dem Kochen mit KOH sieht es schneeweiß aus) und ist am Rande der Organ- und Fühlergrube noch besonders verdickt. Die Punktierung sowie die Kalksalzeinlagerungen fehlen dagegen sowohl der Antennengelenkhaut wie der Grubendecke: wie jene, so erscheint auch diese als ein ganz dünnes, in Falten liegendes Chitinhäutchen. (Die so übermäßig entwickelte Faltenbildung ist wohl auf die Einwirkung der Kalilauge zurückzuführen.) Als besondere Eigentümlichkeit zeigt die Grubendecke folgendes: wenn ich davon sprach, daß sie von einer dünnen Chitinhaut gebildet wird, so gilt dies nur von ihren peripheren Partien; in ihrem mittleren Teil bemerkt man eine starke Verdickung, welche zwar nirgends in den Grubenrand unmittelbar übergeht (wie dies bei den Glomeriden der Fall war), aber doch dem medialen Randabschnitt sehr genähert ist. An zwei Stellen gehen kräftige Chitinzüge zum Grubenrand und geben ihm stärkeren Halt. Die Verdickung selbst zeigt die Skulpturierung und reichliche Verkalkung, die den Kopf auszeichneten; ihre Form ist kegelförmig: die Basis des Kegels ist der Mediane zugekehrt, seine Spitze lateralwärts gerichtet; die Länge beträgt 350 μ, die größte Breite 230 μ.

Auf einem Querschnitt durch das ganze Organ, wie ihn Fig. 11 darstellt, sehen wir unter den dünneren Partien der Grubendecke das Sinnesepithel zur Ausbildung gelangt, das sowohl seitlich, unter dem Grubenrand, als auch in der Mitte, unter der verdickten Stelle in der Grubendecke, unmittelbar in die Hypodermis übergeht. Die Sinneszellen sind langgestreckt, laufen distalwärts in feine Fasern aus und zeigen den Kern im proximalen, breiteren Ende; sie werden innerviert vom Nervus Tömösvaryi, der, da ein Opticus fehlt, der einzige vom Protocerebrum entspringende Nervenstamm ist (über die Topographie des Polydesmidengehirns ist näheres im allgemeinen Teil ausgeführt). — Bei der Beschreibung

b. der andern untersuchten Formen

kann ich mich kurz fassen; ich habe bei allen das Organ in derselben Lage und mit demselben Bau angetroffen, nur die Größe, und zwar nicht nur die absolute sondern auch die relative Größe zeigten bedeutende Unterschiede: bei *Euryurus uncinatus* Pet., der dem *Eurydesmus* am nächsten stehenden Form, sowie bei *Fontaria limax* Sauss., war es relativ am größten; gut ausgebildet erschien es auch bei der einzigen mir zur Verfügung stehenden Sulciferine, bei *Prionopeltis tenuipes* Attems; recht klein fand ich es bei den beiden

Eupolydesminen *Polydesmus collaris* C. Koch und *Polydesmus complanatus* L.; von minimalster Größe war es bei den Strongylosominen, und zwar hier bei *Strongylosoma Guerini* Gerv. noch kleiner als bei *Orthomorpha coarctata* Sauss. — Ich muß darauf verzichten, genaue Maße anzugeben, da mein Material ein zu geringes war.

Die Entwicklungsstufen, die ich von *Polydesmus complanatus* L. untersuchen konnte, waren soweit vorgeschritten, daß das Organ, abgesehen von der Größe, bereits die gleiche Ausbildung wie bei den Erwachsenen aufwies.

c. Sphaeriodesmidae s. lat. Attems.

Diese Gruppe ist insofern interessant, als sie sich durch stärkste Entwicklung von nach unten gerichteten Seitenkielen auszeichnet, wodurch die Bauchfläche konkav wird. Dies und manche andre Eigentümlichkeiten, z. B. die Fähigkeit, sich zu einer Kugel zusammenzurollen, geben den Sphäriodesmiden eine gewisse Ähnlichkeit mit den Glomeriden, und weisen ihnen den andern Unterfamilien gegenüber jedenfalls eine etwas isolierte, anscheinend tiefere Stellung ein.

Attems rechnet (l. c.) hierher die Gruppen der Pyrgodesminae Silv., der Oniscodesminae Attems und der Sphaeriodesminae s. str, Attems. Nur von den Oniscodesminae konnte ich zwei Vertreter, *Oniscodesmus rubriceps* Peters und *O. aurantiacus* Peters untersuchen, und zwar auch nur in toto, da bei der Seltenheit des Materials Schnitte nicht angefertigt werden konnten. Bei keiner dieser beiden Formen vermochte ich das Organ aufzufinden. In der Literatur ist meines Wissens nichts über diese oder ähnliche Gebilde erwähnt. Dies gilt auch für die Pyrgodesminae, während bei den Sphaeriodesminae s. str. Attems sowohl für *Cyphodesmus* wie für *Sphaeriodesmus* — nicht aber für *Cyclodesmus*! — angibt, daß die »ohrförmigen«, hinter den Antennen gelegenen Organe vorhanden sind. Zweifellos handelt es sich hier um die Tömösvaryschen Organe.

d. Cryptodesmidae.

Unter dem Namen Eurytropinae faßt Attems (l. c.) die Sphaeriodesmiden s. lat. und die Cryptodesmiden zusammen; von diesen letzteren konnte ich *Cryptodesmus gabonicus* Luc. in toto untersuchen, ohne jedoch das Organ zu finden.

e. Zur Systematik.

Cook gibt (1893) für seine Polydesmoidea 16 Familien an. Diese Einteilung läßt sich, worauf schon Attems hinweist (1899/1900), in keiner Weise rechtfertigen. Doch glaube auch ich, daß wir es bei dieser Gruppe mit mindestens zwei, vielleicht auch drei Familien (in dem von mir hier stets gebrauchten Sinne) zu tun haben, bei deren Abgrenzung nunmehr auch das Tömösvarysche Organ ein wichtiges differential-diagnostisches Merkmal abgeben dürfte. Unsre heutige Formenkenntnis genügt aber, wie ich glaube, noch nicht, um diese Abgrenzung jetzt schon vornehmen zu können.

VI. Craspedosomatidae.

1) *Craspedosoma Rawlinsii* Leach.*
2) *Craspedosoma Canestrini* Fedr. et Verh.
3) *Ceratosoma pusillum bicorne* Verh.
4) *Dactylophorosoma nivisatelles* Verh.
5) *Heteroporatia bosniense* Verh.
6) *Mastigophorophyllon penicilligerum* Verh.
7) *Verhoeffia illyricum* Verh.

Vorbemerkung: Systematisches.

Verhoeff (1899a) hat diese Familie in mehrere Unterfamilien eingeteilt; ich konnte Vertreter der Craspedosominae: 1) bis 4) sowie der Verhoeffiinae: 5) bis 7) untersuchen.

a. Der Kopf von Craspedosoma Rawlinsi Leach (Fig. 12).

Der Kopf des ♀ zeigt die größte Wölbung zwischen den Antennen, hier mißt die Höhe 0,75 mm; seine Länge beträgt 1, seine Breite 1,2 mm. Die Färbung ist eine bräunliche, das Pigment ist körnig, zerstreut, nur zwischen und etwas hinter den Fühlergruben findet sich ein zusammenhängender dunkelbrauner Streifen. Die Antennen sind sehr lang und dünn, 2,3 bis 2,5 mm lang. An Ocellen zählt man jederseits 25 bis 28, sie sind tiefschwarz gefärbt und zu je einem Dreieck angeordnet. — Von dieser Beschreibung weicht der Kopf des ♂ nur dadurch ab, daß er an der Stirn nicht hervorgewölbt, sondern eingedrückt ist, was mit der Stellung der Geschlechter bei der Copulation zusammenhängen dürfte.

Vor dem vorderen Winkel des Augendreiecks, zwischen ihm und der Fühlergrube, liegt nun das Tömösvarysche Organ, das bisher bei dieser Familie noch nicht nachgewiesen wurde. Seine Eingangsöffnung besteht aus einem verhältnismäßig dicken Ringwall von 6 μ Breite und einer von diesem umschlossenen kreisförmigen Öffnung von 12—13 μ Durchmesser. So erscheint diese Öffnung kaum größer als ein Ocellus.

b. Das Organ bei derselben Form (Fig. 13 u. 14).

An den äußeren Porus schließt sich das eigentliche Organ an, das sich schräg nach innen und hinten in einer Länge von 75 μ erstreckt; und zwar können wir an ihm zwei Teile, eine kürzere Röhre von 35 μ Länge und eine etwas größere blasige Erweiterung von 40 μ Länge unterscheiden; letztere soll als »Endblase« bezeichnet werden. Fig. 13 stellt einen Längsschnitt durch das ganze Organ dar, nach einem Transversalschnitt durch den Kopf. Röhre sowie Endblase sind von Hypodermiszellen eingehüllt (in der Zeichnung der Deutlichkeit halber fortgelassen).

Die Röhre hat einen Durchmesser von 20 μ; sie liegt mit ihrem kleineren, distalen Abschnitt in dem Hautskelett; ihr größerer proximaler Teil wird von 1,5 μ dickem Chitin gebildet. Ihre Wandung ist nicht gleichmäßig, sondern nach außen in Form zahlreicher kleiner Bläschen von 5 bis 6 μ Durchmesser hervorgewölbt; dort, wo im Innern der Röhre zwei oder mehr dieser Bläschen zusammenstoßen, ist das Chitin in eine Spitze ausgezogen. Diese Ausbuchtungen sind zu je 10 bis 12 annähernd in einem Kreise angeordnet, es erscheint daher ein Querschnitt durch die Röhre rosettenförmig. Fig. 14 zeigt einen solchen 10 μ dicken Schnitt bei 1000facher Vergrößerung: schraffiert sind die bei höherer, weiß die bei tieferer Einstellung des Mikroskops sichtbaren Bläschen wiedergegeben.

Proximad geht die Röhre in die Endblase über. Diese zeigt etwas stärkere Chitinwandung (von 2,5 μ Dicke) und ist länger als breit, 40 : 28 μ, sie übertrifft mithin die Röhre um 8 μ an Breite. — Ihr Boden erhebt sich in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, dessen Spitze der Einmündungsstelle der Röhre in die Endblase zugekehrt ist. Die Länge des Zapfens beträgt 25 μ, sein Chitin ist dünn, aber einheitlich; sein Inneres ist erfüllt von den Fortsätzen der Sinneszellen.

Der nervöse Apparat besteht aus einem, dem proximalen Teile der Endblase anliegenden Haufen von Sinneszellen, deren feinste Ausläufer sich in den Zapfen hinein erstrecken. Der Nervus Tömösvaryi entspringt dem Lobus frontalis des Gehirns und erscheint als ein recht dünner Ast neben dem kräftigen Opticus mit seinen Verzweigungen, von denen er sich namentlich gehirnwärts sehr schwer abgrenzen läßt.

c. Die andern Vertreter der Familie.

Der Bau des Kopfes ist bei allen Formen der gleiche wie bei der beschriebenen Art, ebenso auch die Lage des Organs, d. h. wir finden es stets vor dem vorderen Augenwinkel zwischen dem Ocellendreieck und der Fühlergrube, doch ersterem mehr genähert als der letzteren.

Wo ich Schnittpräparate anfertigen konnte, ließ sich überall ein distaler Abschnitt (»Röhre«) mit in zahlreichen Bläschen hervortretender Wandung von dem proximalen (»Endblase«) mit glatter Wandung und Zapfenbildung unterscheiden.

1) *Craspedosoma Canestrini* Fedr. et Verh.

Diese Form, welche durch ihre Größe — sie ist wohl die bedeutendste Ascospermophore überhaupt — sowie durch ihre eigentümliche Verbreitung interessant ist, konnte ich nur in toto untersuchen. Die äußere Öffnung des Organs ist einschließlich des Ringwalls kaum so groß wie ein Ocellus.

2) *Ceratosoma pusillum*, *bicorne* Verh.

besitzt an den Rumpfsegmenten deutliche Kiele und ähnelt daher äußerlich etwas einem Polydesmiden. Der Kopf ist 0,5 mm hoch, 0,6 mm lang und 0,75 mm breit. Das Organ, d. h. sein äußerer Eingangsporus hat einschließlich des Ringwalls einen um ein geringes größeren Durchmesser als ein Ocellus; es erstreckt sich 50 μ tief in das Innere des Kopfes. Die Endblase ist nicht ganz so deutlich von der Röhre abgesetzt: sie übertrifft mit ihrer Breite von 18 μ den Röhrenteil, welcher 15 μ breit ist, nur um 3 μ.

3) *Dactylophorosoma nivisatelles* Verh.

ist gleichfalls durch stark entwickelte Seitenkiele ausgezeichnet, entspricht aber *Craspedosoma Rawlinsii* in der Größe des Rumpfes ebenso wie in der des Kopfes und des Organs; letzteres ist wie bei jener Form 75 μ lang; seine oberflächliche Öffnung ist um die Hälfte größer als ein Ocellus.

4) *Heteroporatia bosniense* Verh.

ohne Seitenkiele; gleicht, obwohl es einer andern Unterfamilie angehört, ziemlich genau dem als Paradigma beschriebenen *Craspedosoma*.

d. Entwicklungsgeschichtliches.

Es ist schon schwer, erwachsene Craspedosomiden längere Zeit in der Gefangenschaft zu halten, da sie von allen Myriopoden die empfindlichsten zu sein scheinen gegen die geringsten Schwankungen in den physikalischen Verhältnissen ihrer Umgebung; kleinste Veränderungen in der Luft- und Erdfeuchtigkeit, wie sie im Terrarium kaum zu vermeiden sind, lassen sämtliche Tiere gleichzeitig absterben Zuchtversuche sind daher meines Wissens gleich den meinigen stets fehlgeschlagen, so daß wir für unsre entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse dieser Familie auf zufällig im Freien erbeutete Jugendstadien angewiesen werden. Von solchen standen mir zwei zur Verfügung:

1) *Verhoeffia illyricum* Verh.

Das Tierchen zeigt kein Pigment (mit Ausnahme der tiefschwarzen Ocellen), so daß der von der aufgenommenen Nahrung ganz erfüllte Darm überall durch die Chitincuticula hindurchschimmert. Bei einer Körperlänge von 7 mm mißt der Kopf in der Höhe 0,4 mm, in der Länge 0,5 mm, in der Breite 0,6 mm. Wir haben es mit einem Stadium zu tun, das zwar vom maturus nicht allzuviel entfernt, aber doch deutlich von ihm geschieden ist.

Die äußere Öffnung des Organs, die gerade infolge der Pigmentlosigkeit recht schwer zu erkennen ist, gleicht an Größe einem Ocellus und läßt bereits Eingangsporus und Ringwall klar hervortreten. Fig. 15 stellt einen 8 μ dicken Längsschnitt durch das Organ (nach einem Kopf-Transversalschnitt) dar; wir können an ihm folgendes sehen: das ganze Gebilde erstreckt sich 28 μ tief in das Innere, der oben als Röhre bezeichnete Abschnitt tritt sehr zurück gegenüber der Endblase, er ist bei einer von 6 auf 7 μ allmählich, d. h. proximalwärts zunehmenden Breite nur 7 μ lang; die blasige Enderweiterung dagegen, die in ihrem Bau der für *Craspedosoma Rawlinsii* gegebenen Beschreibung genau entspricht, ist 18 μ breit bei einer Länge von 21 μ. Von großer Bedeutung erscheint es mir nun, daß die Röhre noch nicht die blasigen Auftreibungen ihrer Wandung zeigt, sondern einige wenige parallele Querfalten. Infolge der absichtlich gewählten Dicke des auf Fig. 15 dargestellten Schnittes ist die Röhre noch gar nicht vom Messer getroffen; es hat nur ihre Wand gestreift, so daß diese jetzt frei zu übersehen ist; die Endblase dagegen ist durchschnitten.

2) *Mastigophorophyllon penicilligerum* Verh.

Ebenfalls ein jugendliches Exemplar, doch dem Stadium der Reife näher stehend als das vorige. Das Pigment ist reichlich vorhanden, der Kopf ist 0,75 mm hoch bei einer Länge von 0,9 mm und einer Breite von 1 mm. Auch hier gleicht das Organ äußerlich an Größe einem Ocellus; es besitzt eine Gesamt-Tiefenausdehnung von 45 μ, von denen nur 15 μ auf die Röhre und 30 μ auf die Endblase entfallen; diese beiden Abschnitte sind ebenso gebaut, wie ich dies für die andern Formen angegeben.

Weitere Entwicklungsstadien konnte ich nicht untersuchen, doch lassen sich aus diesen beiden soeben beschriebenen, wie ich glaube, folgende Schlüsse ableiten:

I. Die Röhre

ist zu einer Zeit, wo die Endblase bereits vollkommen entwickelt ist, noch sehr wenig ausgebildet: ihre Wandung zeigt erst einige wenige Querfalten; die kleinen Bläschen, mit welchen sie bei den erwachsenen Tieren nach außen sich hervorwölbt, treten demnach erst ziemlich spät auf. Die Länge der Röhre ist nicht nur absolut, sondern auch relativ eine geringere als bei den maturi: bei *Verhoeffia illyricum*, der jüngsten der untersuchten Formen, ist sie nur $^{1}/_{3}$ so lang wie die Endblase (7 : 21 μ) oder mit andern Worten: auf sie entfällt nur ein Viertel der gesamten Organlänge; bei dem etwas älteren *Mastigophorophyllon penicilligerum* erreicht die Röhre an Länge die Hälfte der Endblase (15 : 30 μ), d. h. sie bildet ein Drittel des ganzen Organs; bei den Erwachsenen endlich ist die Röhre fast ebensolang wie die Blase (genau $^{7}/_{8}$), bzw. fast halb so lang wie das Organ in seiner ganzen Ausdehnung.

II. Die Gesamtlänge des Organs

ist in der Jugend eine relativ geringere; ein Vergleich derselben mit der größten Breite des Kopfes ist in dieser Beziehung äußerst lehrreich:

	Organlänge	Kopfbreite	Verhältnis von Organlänge zu Kopfbreite
Verhoeffia illyricum, jugendliches Stadium . .	28 μ	0,6 mm	1 : 25
Mastigophorophyllon penicilligerum etw. ält. Stad.	45 μ	1,0 mm	1 : 22
Craspedosoma Rawlinsii, *Dactylophorosoma nivisatelles*, *Heteroporatia bosniense*, maturi . .	75 μ	1,2 mm	1 : 16
Ceratosoma pusillum, maturus	50 μ	0,75 mm	1 : 15

Aus dieser Gegenüberstellung geht hervor, daß das Organ in der Jugend viel oberflächlicher liegt als bei den Erwachsenen; im Laufe der ontogenetischen Entwicklung drängt es nach innen, d. h. die Endblase senkt sich allmählich in die Tiefe, bei gleichzeitiger Ausbildung und Komplikation der Röhre: Übergang der einfachen Querfaltung in die bläschenförmigen Hervorwölbungen, also in Quer- und Längsfaltung, denn aus der Kombination dieser beiden haben wir doch wohl uns die Bläschen entstanden zu denken.

Diese beiden aus den entwicklungsgeschichtlichen Befunden abstrahierten Schlüsse sind für die Auffassung des gesamten Baues der Tömösvaryschen Organe sehr wichtig; ich werde auf ihre Bedeutung im zweiten Teil näher einzugehen haben.

VII. Chordeumidae.

27) *Chordeuma silvestre* C. Koch.
28) *Orobainosoma plasanum* Verh.

Vorbemerkung: Systematisches.

Aus den beiden von Verhoeff (1899a) aufgestellten Unterfamilien der Chordeuminae und Orobainosominae konnte ich je einen Vertreter untersuchen. — Auch bei dieser Familie war das Organ bisher noch nicht bekannt geworden.

a. Der Kopf von Chordeuma silvestre.

Im Bau des Kopfes gleicht diese Form auffallend dem *Craspedosoma Rawlinsii*, so daß ich von seiner bildlichen Darstellung absehen kann. Das ♂ hat gleichfalls eine, durch die geschlechtliche Funktion bedingte, aber nur ganz flache Einbuchtung an der Stirn; beim ♀ ist diese vorgewölbt. Die Farbe des Kopfes ist bräunlich, seine Größe übertrifft kaum die der genannten Craspedosomide: er ist 0,8 mm hoch bei einer Länge von 1,0 mm und einer Breite von 1,3 mm. Die Lage des Organs ist gleichfalls die oben beschriebene; seine äußere Eingangsöffnung, ein Porus mit deutlichem Ringwall, kommt an Größe einem Ocellus gleich.

b. Das Organ bei derselben Form (Fig. 16).

An diesen Porus schließt sich eine Röhre an, welche 50 μ lang ist und schräg nach innen, hinten in das Kopfinnere sich hineinsenkt. Ihre Weite ist nicht überall die gleiche; der Durchmesser beträgt am distalen Ende nur 12 μ, um proximalwärts allmählich zuzunehmen und am proximalen Ende 20 μ zu erreichen. Fig. 16 gibt die Hartgebilde des Organs, der Länge nach durchschnitten, wieder: eine Rekonstruktion nach Transversal-, Frontal- und Sagittalschnitten durch den Kopf. Wir sehen, daß die Wand der äußeren zwei Dritteile der Röhre in parallele, quer zur Längsrichtung, also senkrecht verlaufende Falten gelegt ist, während ihr innerstes Drittel glatt erscheint. Vom Boden der Röhre erhebt sich der kegelförmige Zapfen, welcher von einer ganz zarten Chitincuticula bedeckt und etwas mehr als halb so lang wie die ganze Röhre ist. Seine Spitze ist nach dem Eingangsporus zu gerichtet. — Die Weichgebilde sind die typischen: Das ganze Organ ist eingehüllt von einer dicken Hypodermisschicht, die am Zapfen übergeht in das Sinnesepithel; die Zellen dieses letzteren erstrecken sich mit ihren distalen, fein zugespitzten Enden in das Innere des Zapfens hinein. Der Nervus Tömösvaryi, dem Protocerebrum unterhalb des Lobus opticus entspringend, verzweigt sich zwischen den Sinneszellen.

c. Den zweiten Vertreter der Familie

Orobainosoma plasanum Verh.

konnte ich nur in toto mit der Lupe untersuchen: auch bei ihm ist das Organ in typischer Lage vorhanden, sein Porus ist jedoch infolge des Pigmentmangels — das ganze Tier erscheint bis auf die tiefschwarzen Ocellen graugelb gefärbt — nicht so deutlich zu erkennen.

VIII. Juloidea s. Opisthospermophora.

1) Familie: Julidae.
2) » Cambalidae.
3) » Spirostreptidae.
4) » Spirobolidae.

Spiroboliden und Cambaliden standen mir nicht zur Verfügung. Von Spirostreptiden konnte ich einen Vertreter der Gattung *Spirostreptus* untersuchen. — Unter den echten Juliden verdienten besondere Beachtung einmal die verhältnismäßig niedrigstehenden Protojulinen (*Isobates*, *Blanjulus*, *Typhloblanjulus*) und dann die blinden Repräsentanten der Familie (*Typhlojulus*). Außerdem besaß ich an lebendem Material *Schizophyllum* und *Pachyiulus*.

Bei keinem dieser Opistospermophoren konnte ich das Organ nachweisen. — Es gelang mir ferner, *Pachyiulus* im Terrarium zur

Fortpflanzung zu bringen, doch die erhaltenen Entwicklungsstadien ließen nirgends eine Andeutung der Schläfengruben erkennen.

Trotzdem möchte ich es nicht für ausgeschlossen erklären, daß bei dem einen oder dem andern nicht von mir untersuchten Vertreter dieser großen Gruppe sich vielleicht noch Rudimente des Organs werden auffinden lassen.

In der Literatur finde ich drei diesbezügliche Angaben: Gervais (1847) will es bei einigen exotischen Species von *Julus* gesehen haben (vgl. das Zitat S. 592), Saint Remy (1889) beschreibt für *Julus maritimus* — eine Form, die mir nicht zugänglich war und über deren Autor ich nichts erfahren konnte — einen Nervus Tömösvaryi, ohne aber näheres über das dazugehörige Organ mitzuteilen; es liegt daher möglicherweise eine Verwechslung mit einem andern Nerven vor. Was endlich Němec in seiner tschechisch geschriebenen und mir daher nur in dem deutschen Resümee zugänglichen Arbeit (1895) als »Schläfengrubenorgan« bei *Blanjulus* bezeichnet, ist nicht ersichtlich; die beigefügten vier kleinen Umrißzeichnungen bringen weder einen Nerv, noch ein Sinnesepithel, noch auch nur die Lage zur Anschauung; möglicherweise handelt es sich um die sog. Incisura posterior clypei und gar nicht um die Tömösvaryschen Organe.

IX. Colobognatha.

Polyzonium germanicum Brdt.*

Auch bei dieser Form konnte ich keine Homologa der Schläfengruben auffinden. Soweit ich die Literatur übersehe, sind solche weder für die Familie der Polyzoniidae noch für die der Platydesmidae bisher zur Beobachtung gelangt.

X. Polyxenidae.

Polyxenus lagurus de Geer.

Nach der übereinstimmenden Beschreibung von Bode (1878), Tömösvary (1882/83) und Latzel (1880/84), der ich selbst nichts Neues hinzufügen kann, findet man bei dieser Form auf dem Kopf, nach einwärts von den Augen jederseits drei mit hervorragenden Rändern versehene becherförmige Vertiefungen, die ziemlich weit nach innen hineinragen, so daß ihr Grund unter dem Niveau der Innenseite des Kopfchitins zu liegen kommt. Jede dieser Gruben trägt ein langes, feines und sehr bewegliches Haar, welches an seiner Basis mit nervösen Elementen (Tömösvary nennt es ein Ganglion) in Verbindung steht. Die beste Abbildung, die mich auch veranlaßt, hier auf eine solche zu verzichten, finden wir in dem von SAUSSURE redigierten posthumen Werke HUMBERTS (1893).

Für *Lophoproctus lucidus* Chal. gibt SILVESTRI (1903) in einer sehr instruktiven Abbildung gleichfalls die drei Gruben jederseits an. Diese Form, welche der Autor (CHALANDE, 1888) nur spezifisch von *Polyxenus* trennen wollte, gilt SILVESTRI jetzt (1903) als Repräsentant einer besonderen Familie, der Lophoproctidae. Die Unterschiede können jedoch, wie ich glaube, nur die Aufstellung einer neuen Gattung rechtfertigen, auch der Bau der Schläfengruben spricht jedenfalls gegen die Abtrennung einer besonderen Familie.

(Über die Homologisierung ist im allgemeinen Teil näheres zu ersehen.)

XI. Pauropodidae.

LATZEL (1880/84) beschreibt für *Pauropus* als jederseits am Kopf hinter den Fühlern stehend ein »großes, farbloses, augenähnliches Organ (photoskopisches Auge?), das bei den bekannten Gattungen oval ist«. HAASE (1885) fügt hinzu, daß dieses Gebilde flach und durchscheinend ist, während P. SCHMIDT (1895) sein Vorhandensein überhaupt leugnet.

Es ist mir leider nicht möglich, hier eine Entscheidung zu treffen, da mir Vertreter dieser Gruppe nicht zur Verfügung standen.

XII. Scolopendrellidae.

Nach HAASE (1885) findet man an Stelle der »durchaus fehlenden Augen« in der Nähe der Fühlerbasis eine feine Öffnung, die in eine rundliche Vertiefung führt. Er sowohl wie LATZEL (1880/84), der diese »ocellenähnlichen Organe« gleichfalls beobachtete, halten sie für Homologa der Schläfengruben.

Ich konnte leider auch von dieser kleinen Familie keine Form selbst untersuchen.

XIII. Lithobiidae.

1) *Lithobius forficatus* L.*
2) *Lithobius Matulicii* Verh.
3) *Lithobius Reiseri* Verh.
4) *Monotarsobius curtipes* C. Koch.
5) *Henicops fulvicornis* Mein.

Vorbemerkung: Historisches.

Das Tömösvarysche Organ bei *Lithobius forficatus* ist in der Literatur bereits öfter erwähnt: Latzel (l. c.) warnt vor der Verwechslung der Ocellen mit einem »dunklen, kraterähnlichen Porus (— ein Sinnesorgan? —)«. Tömösvary (l. c.) homologisiert es mit den hufeisenförmigen Gebilden der Glomeriden; etwas ausführlichere Beschreibungen mit allerdings recht wenig charakteristischen Abbildungen wurden von zwei verschiedenen Seiten gegeben, von Vogt-Yung (1889/94) und Willem (1892). Wenn ich trotzdem hier näher auf das Organ eingehe, so geschieht es einmal deshalb, weil ich genauere, und — infolge der Untersuchung der andern Myriopoden — namentlich in der Deutung der einzelnen Elemente von den genannten Autoren abweichende Angaben machen kann, dann aber auch, weil mir Entwicklungsstadien und als Vergleichsmaterial einige besonders interessante Formen zur Verfügung standen.

a. Der Kopf von L. forficatus (Fig. 17).

Der Kopf des Tieres ist von ganz flacher Gestalt, seine Dorsoventrale mißt 0,75 mm; seine Oberfläche hat ungefähr die Form eines Kreises, dessen Durchmesser 2,25 mm beträgt. Die Antennen sind ganz vorn am Kopfrand eingelenkt, etwas seitlich hinter ihnen bemerkt man jederseits die Ocellen; zwischen diesen und den Fühlern liegt das Organ.

Fig. 17 stellt den Kopf in der Ansicht von links dar ohne die Mundwerkzeuge.

b. Das Organ bei derselben Form.

Auf Fig. 18 ist das Organ bei stärkerer Vergrößerung abgebildet: Ein Feld (Vogt-Yungs »Organschild«) von ovaler Gestalt — die den Antennen abgekehrte Seite ist etwas spitzer als die entgegengesetzte — mit einer parallel zum Kopfrand gestellten Längsachse von etwa 120 μ und einer Querachse von 95 μ umschließt eine flache Grube. Das Feld ist kaum über den übrigen Teil des Kopfes erhaben, zeigt auch wie dieser zahlreiche Unebenheiten (Latzel nennt den Kopf grubiguneben, Vogt-Yung sprechen von Chitinwärzchen), trägt jedoch keine Haare oder Borsten. In diesem Felde liegt etwas exzentrisch, nach hinten, d. h. von den Antennen fort und zu den Augen hin verschoben, die Grube. Sie ist gleichfalls oval, besitzt eine Länge von 63 und eine Breite von 38 μ, und entspricht demnach in ihrer

Größe ungefähr einem der 24 bis 40 Ocellen. Ihr Rand tritt deutlich hervor, doch ohne das Feld zu überragen. Das Bemerkenswerteste an dieser Grube ist eine in ihrem Centrum gelegene deutliche Öffnung von kreisrunder Gestalt mit dem Durchmesser von 12 μ.

Dicht unterhalb der Grube befindet sich das Sinnesepithel als ein rundlicher Zellhaufen: Fig. 19 stellt einen ziemlich dicken Sagittalschnitt (von 8 μ) vor, auf welchem sowohl die chitinigen Teile des Organs — der Länge nach in der Mitte halbiert — als auch das Sinnesepithel deutlich zu erkennen sind. Die Kerne des letzteren liegen proximal, VOGT-YUNG bezeichnen sie als »körnige (Nerven?) Substanz«, WILLEM als »Ganglion«. Der distale Teil dieser Sinneszellen wird von VOGT-YUNG als »Nervenfaserbündel« gedeutet, er ist gegenüber dem proximalen ziemlich stark verschmälert und langgestreckt; diese feinen Ausläufer legen sich der Innenseite der Grube dicht an.

Der Nervus Tömösvaryi entspringt etwas hinter und unter dem Lobus opticus selbständig aus dem Lobus frontalis; er ist verhältnismäßig schwach und verläuft dicht neben dem Nervus opticus und seinen Ästen.

Es ist außerordentlich schwierig, den Kopf so zu orientieren, daß man gute Querschnitte erzielt. Manche Irrtümer VOGT-YUNGS mögen auf ungünstige Konservierung und dadurch bedingte mangelhafte Schnittpräparate, manche aber sicherlich auch auf falsche Orientierung zurückzuführen sein. Wenn die genannten Autoren aus der centralen Öffnung »ein kleines körniges Wärzchen« herausragen sehen, so glaube ich dies folgendermaßen erklären zu können: Die Grubenöffnung beträgt, wie gesagt, nur 12 μ im Durchmesser; ein Schnitt wird daher, wenn er nicht gerade unter 6 μ dick ist, fast stets bei der mikroskopischen Betrachtung einmal die Mitte der Öffnung selbst, gleichzeitig aber auch — bei andrer Einstellung — darüber oder darunter den Rand der Öffnung sehen lassen. Auf diese Weise kann ein centrales Wärzchen vorgetäuscht werden, das ich niemals konstatieren konnte.

c. Das Organ der andern Lithobiiden im erwachsenen Zustand.

Die Gestalt des Kopfes ist, abgesehen von den Größenunterschieden, bei allen Vertretern dieser Familie die gleiche, wie bei *Lithobius forficatus*, so daß ich hier auf sie nicht näher einzugehen genötigt bin.

Bei den mit Augen versehenen Formen

ist das Organ in der oben beschriebenen Weise gebaut; bei einem der kleinsten Vertreter der Familie, bei *Monotarsobius curtipes* C. Koch — 11 mm lang, Kopflänge 0,85 = Breite 0,7 mm — tritt der Grubenrand sehr deutlich hervor, während von jener als »Feld« bezeichneten Umgebung nichts zu sehen ist. Die Grube erreicht auch hier die Größe eines Ocellus, ist rundlich und zeigt einen Durchmesser von 26 μ.

Auch bei *Henicops fulvicornis* Mein. — Körperlänge 8 mm, Kopf 0,7 mm lang und 0,6 mm breit — ist das »Feld« nicht zu erkennen, Grube und Öffnung sind dagegen deutlich; erstere ist etwas kleiner als der einzige Ocellus, der sich durch ganz besondere Größe auszeichnet.

Endlich sagt Hamann (1896) von *Lithobius stygius* Latzel, einer Form aus der Adelsberger Grotte, die ich nicht untersuchen konnte, daß sich zwischen den Fühlern und den Augen jederseits »ein becherförmiges Organ, von Tömösvary entdeckt« befinde; es »zeigt sich bei der Ansicht von oben als eine kreisrunde, 0,1 mm große Scheibe, die in ihrem Centrum eine Öffnung besitzt« und »liegt auf einem von oben gesehenen ovalen Schilde«. In den Bezeichnungen »Scheibe« und »Schild« sind unschwer die von mir — der Analogie mit den andern untersuchten Myriopoden wegen — »Grube« und »Feld« genannten Teile zu erkennen. Den Abbildungen zufolge ist das Organ um ein Drittel größer als eine Ocelle. — Hamann erwähnt auch kurz einige histologische Details, er sah bereits die Sinneszellen (gegen Vogt-Yung!) und den Nerven, erkannte aber nicht den Ursprung des letzteren im Gehirn: er läßt ihn mit dem Opticus zusammenhängen.

Die blinden Formen

boten ganz besonderes Interesse; von ihnen konnte ich zwei charakteristische Vertreter untersuchen: *Lithobius Matulicii* Verh. wurde vom Autor in nur einem einzigen Exemplar (♀) in einer Höhle erbeutet und der Kopf zu einem Kalilaugetotalpräparat verarbeitet. Histologische Untersuchungen konnte ich daher leider nicht anstellen, doch auch die sonstigen Befunde erscheinen mir wichtig genug: das Tier erreicht die Länge eines mittelstarken *Forficatus* (21,5 mm), der Kopf erscheint aber breiter als lang (2,25 zu 2 mm). Nach den Ausführungen Verhoeffs (1896b) scheinen wir es mit einem der niedrigst stehenden Lithobien zu tun zu haben, bei dem nur die Antennen durch das Höhlenleben sich außerordentlich entwickelten (sie erreichen die höchste bekannte Gliederzahl, nämlich 106!). Das Tömösvarysche Organ finden wir auf der Unterseite des Kopfes (Fig. 20), dicht neben den Fühlern, und zwar fehlt auch hier das »Organfeld« vollständig. Der Grubenrand tritt sehr stark hervor, die Grube selbst ist elliptisch wie bei *Forficatus*, aber dabei ungewöhnlich groß: ihr Längendurchmesser — wie typisch dem Kopfrand parallel gelegen — beträgt 187 μ, ihre Breite 100 μ; bei ungefähr gleichen Kopfmaßen hat also *Matulicii* eine dreimal so große Organgrube wie *Forficatus*.

Lithobius Reiseri Verh., die zweite augenlose, aber anscheinend oberirdische Form (nur in drei Exemplaren erbeutet) ist 8 mm lang. Auch hier ist das Organ sehr stark entwickelt: während der ganze Kopf nur 0,8 mm lang und eben so breit ist, erreicht die Grube — ein »Feld« ist auch hier nicht zu bemerken — eine Länge von 47 und eine Breite von 31 μ.

d. Vergleichendes.

Ein Vergleich der Schläfengruben bei den verschiedenen zur Untersuchung gelangten Lithobiiden lehrt folgendes: Das »Organfeld« ist in seiner Ausbildung variabel, es kann fehlen und gehört also nicht zu den wesentlichen Bestandteilen; Grube und centrale Öffnung dagegen erscheinen als charakteristisch.

In der Größe zeigen sich ganz bedeutende Unterschiede: bei den drei oberirdischen mit Augen begabten Formen mißt die Grube in ihrer größten Ausdehnung noch nicht $^1/_{30}$ der Kopflänge: bei *Lithobius forficatus* $^1/_{36}$, bei *Monotarsobius curtipes* $^1/_{32}$, bei *Henicops fulvicornis* $^1/_{35}$. Dieses Verhältnis ändert sich bei *Lithobius stygius* auf $^1/_{21}$, bei *Lithobius Reiseri* auf $^1/_{17}$ und endlich bei *Lithobius Matulicii* gar auf $^1/_{11}$.

e. Entwicklungsgeschichtliches (Fig. 21).

Die Lithobiiden gehören bekanntlich zu den seit Haase als *Anamorpha* bezeichneten Chilopoden, d. h. wenn sie auskriechen zeigen sie erst sieben fertige Beinpaare sowie zwei Ocellen, um dann allmählich in mehreren, durch Häutungen vermittelten Entwicklungsstadien den Habitus der Maturi zu erreichen. Von diesen Stadien erscheint mir eines besonders interessant, auf welchem das Tierchen — *Lithobius forficatus* — zwölf fertige Beinpaare und drei Paar von Beinknospen, sowie jederseits fünf Ocellen besitzt. Ein Transversalschnitt durch den Kopf ist auf Fig. 21 dargestellt und läßt folgendes erkennen: das Gehirn erstreckt sich ziemlich weit nach den Seiten, so daß der aus dem recht kleinen Lobus opticus entspringende Sehnerv und seine Äste noch sehr kurz sind. Unterhalb des Lobus opticus entspringt aus dem Frontallobus der Nervus Tömösvaryi, der noch kürzer als die Rami optici erscheint. Das Organ besitzt bereits die charakteristischen Merkmale, Grube und centrale Öffnung. Bei der Betrachtung dieses Stadiums an einem Totalpräparat des ganzen Kopfes erscheint das ganze Gebilde als ein kreisrunder Porus mit etwas erhabenem Ringwall; vom »Feld« ist nichts zu sehen. Die Zahl der das Sinnesepithel bildenden Zellen ist gegenüber der am Maturus gefundenen eine recht geringe, sie lassen noch — allerdings nicht mehr so deutlich wie auf früheren Stadien — ihre Entstehung aus Hypodermiszellen erkennen. Das Wesentlichste aber ist, daß das Organ ganz auf der Ventralseite des Kopfes und zwar unterhalb, nicht neben den Augen gelegen ist; mit der zunehmenden Größe des ganzen Tieres und damit auch des Kopfes rückt es dann allmählich weiter nach vorn und oben, um schließlich seinen Platz zwischen den Antennen und den Ocellen zu finden. Organfeld sowie ovale Form scheinen erst ganz gegen den Schluß der Entwicklung aufzutreten.

Das erste Larvenstadium von *Monotarsobius curtipes* — mit sieben gleich langen Beinpaaren und einem achten, zwar auch gegliederten aber nur halb so langen (Herr Dr. Verhoeff besaß die Freundlichkeit, mir ein Präparat dieses von ihm gezüchteten Stadiums zu zeigen) — läßt gleichfalls das Organ als runden Porus an der Ventralseite des Kopfes erkennen.

XIV. Scutigeridae.

45) *Scutigera coleoptrata* L.
46) *Scutigera* spec. inc.

Vorbemerkung über das Maxillarorgan.

Latzel (l. c.), Tömösvary (l. c.), Haase (1884) und Heathcote (1885) beschreiben in ziemlich übereinstimmender Weise für *Scutigera* ein eigentümliches Sinnesorgan, das jederseits in einer tiefen Einbuchtung der ersten Maxillen gelegen ist: Eine vielgefaltete Chitincuticula trägt spindelförmig gestaltete Chitinplättchen, die, ebenso wie zahlreiche, zwischen ihnen stehende lange Haare, nach außen gerichtet sind; die unter den Chitinfalten liegende Hypodermis wird in ihren centraleren Partien durch ein Sinnesepithel ersetzt; das ganze Gebilde wird von einem starken Nerven versorgt.

Dieses Organ erhielt durch seine Größe, seinen eigenartigen Bau und seine ganz auffallende Lage eine derartige Wichtigkeit, daß es ohne weiteres als ein Homologon des TÖMÖSVARYschen Organs angesehen wurde, so z. B. auch von SAINT-RÉMY (1889). Dem widerspricht aber zunächst, daß jenes Gebilde, welches man wohl am besten mit dem von HAASE (l. c.) vorgeschlagenen Namen als Maxillarorgan bezeichnen kann, vom Ganglion suboesophagale aus innerviert wird. HAASE (l. c.) und HEATHCOTE (l. c.) haben unabhängig voneinander diese Innervation bereits beschrieben und meine eignen Befunde können ihre Angaben vollkommen bestätigen; die Behauptung SAINT-RÉMYS (1889), eine Innervation vom Lobus frontalis cerebri her gefunden zu haben, ist irrtümlich. Zweitens aber sind die TÖMÖSVARYschen Organe auch bei *Scutigera* recht gut entwickelt, wurden aber bisher vollkommen übersehen.

Das Maxillarorgan hat also nichts zu tun mit den Schläfengruben!

a. **Der Scutigeridenkopf** (Fig. 22).

Die von mir untersuchten Vertreter dieser Familie stimmen im Bau sowohl des Kopfes wie des Organs derart überein, daß ich davon absehen kann sie gesondert zu betrachten.

Der Kopf ist rundlich, aber an der dem Körper zugekehrten Seite niedriger als an der entgegengesetzten: bei einer Länge von fast 4 mm und einer größten Breite von 2,5 mm ist er an seinem proximalen Ende 2, an seinem distalen, d. h. ganz vorn, 3 mm hoch; der Kopfschild deckt die Seiten nicht vollkommen. Die Antennen sind auffallend lang, sehr dünn und bestehen aus einem Schaft nebst dreigeteilter Geißel; ihre Insertionsstelle liegt ziemlich seitlich. Hinter ihnen stehen die Augen, die durch ihre Pseudofacettierung — ein bei den Myriopoden einzig dastehender Fall — äußerlich an die der Insekten erinnern. Eine »feingeschwungene Linie« (LATZEL) entspringt unterhalb der Antennengrube und zieht von dieser nach hinten zu den Augen und von dort an den proximalen Kopfrand. Dem zwischen der Fühlergrube und den Augen verlaufenden Teil dieser Linie legt sich das TÖMÖSVARYsche Organ an.

Fig. 22 gibt den Kopf ohne die Mundwerkzeuge wieder, in der Ansicht von links.

b. **Das Organ.**

Fig. 23 zeigt ein herausgeschnittenes Stück der Kopfoberfläche bei stärkerer Vergrößerung: das Organ bildet eine rundliche Grube, die parallel zur Kopfprinzipalachse gemessen wenig länger erscheint als in der Transversalrichtung; ihr Durchmesser beträgt 45 bzw. 40 μ. Der Rand dieser Grube erscheint erhaben und wird von dunkelbraunem Chitin gebildet, das sich von dem im übrigen hellen Kopfskelet deutlich abhebt. Im Centrum liegt eine 15 μ große Öffnung. Dicht unterhalb von diesem Porus finden wir das Sinnesepithel, dessen Kerne ganz am inneren, d. h. proximalen Ende der Zellen gelegen sind, während die distalen Enden in feinste Fasern nach außen, der centralen Grubenöffnung zu, gerichtet erscheinen.

Aus dieser Beschreibung geht die in bezug auf den allgemeinen Bau und besonders in bezug auf die histologischen Elemente herrschende Übereinstimmung zwischen den Scutigeriden und den Lithobiiden bereits hervor, ich kann daher auf weitere figürliche Darstellung verzichten.

Der Nervus Tömösvaryi entspringt aus dem Lobus frontalis und bleibt neben dem starken Opticus recht schwach.

c. Entwicklungsgeschichtliches.

Ich konnte nur ein einziges ziemlich weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium untersuchen und zwar die von Verhoeff (1904) als Praematurus bezeichnete Stufe; das Organ ist bereits fertig ausgebildet, nur der geringeren Größe entsprechend — das Tierchen mißt nur 13 mm — kleiner[1].

XV. Cermatobiidae.

Von dieser Familie, die einen Übergang von den Scutigeriden zu den Lithobiiden bilden soll, ist bisher nur eine einzige Species, *Cermatobius Martensii* Haase bekannt. Die Beschreibung des Autors (1886/87), die mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Wandollek-Dresden zugänglich wurde, enthält nichts über die Tömösvaryschen Organe. — Das einzige Exemplar dieser Species, das Haase als Grundlage seiner Veröffentlichung diente, ist verloren gegangen, so daß auch ich nicht imstande bin, über das Organ, dessen Vorkommen ich mit Sicherheit für diese Form annehme, nähere Mitteilungen zu machen

XVI. Craterostigmidae.

Auch von dem einzigen Vertreter dieser Familie, *Craterostigmus tasmanicus* Pocock, sind nur einige wenige Exemplare im Londoner

---

[1] Verhoeff, dem ich die Auffindung des Organs bei den Scutigeriden mitgeteilt hatte, konnte es auch bei der nur 6—7 mm langen Agenitalis-Stufe entdecken (1904).

Museum vorhanden, die ich nicht untersuchen konnte. Der Autor (1902) erwähnt nichts von Sinnesorganen, die hier in Betracht kommen könnten.

XVII. Scolopendridae.

a. Der Kopf der Scolopendriden.

Bei dieser Familie ist die Form des Kopfes der der Lithobiiden sehr ähnlich; wie dort so ist auch hier die Höhe im Verhältnis zu den beiden andern Dimensionen eine geringe, sie mißt z. B. bei *Scolopendra morsitans* 1,8 mm, gegenüber einer Länge von 6,5 und einer Breite von 6 mm.

b. Das Organ der Scolopendriden.

Kutorga (1834) erkannte bereits den Nervus Tömösvaryi, faßte ihn aber als einen Ast des Nervus opticus auf. Saint-Remy (1889) wies dies als unrichtig zurück und homologisiert ihn mit dem entsprechenden Nerven des *Lithobius*; das Organ selbst scheint ihm entgangen zu sein: dieses nachzuweisen gelang erst Heymons (1901). Seine Ausführungen kann ich vollkommen bestätigen und verzichte deshalb auf eine genauere Beschreibung und Abbildung, der Vollständigkeit wegen und weil ich im allgemeinen Teil auf sie Bezug nehmen muß, seien jedoch die Hauptpunkte hier kurz rekapituliert: Die Anlage des Organs geschieht in derselben Weise wie ich sie bei *Glomeris* bereits früher (1904) beschrieb und wie sie für die Lithobiiden aus meinen oben gemachten Angaben (S. 611) hervorgeht, d. h. an der hinteren seitlichen Fläche einer jeden lateralen Hirngrube findet eine Einwucherung von Zellen statt, welche zunächst eine kontinuierliche Verbindung des Lobus frontalis mit der Kopfoberfläche darstellen. Später löst sich aber der Zusammenhang mit der letzteren, und das Organ sinkt in die Tiefe, wobei es sich gleichzeitig vom Lobus frontalis bis auf einen dünnen Strang, eben den Nervus Tömösvaryi abschnürt. Beim erwachsenen Tier besteht dieses, nunmehr also ausschließlich im Innern des Kopfes gelegene Gebilde aus einer Anzahl rundlicher »Lappen oder Lobi, die um das distale Ende des Tömösvaryschen Nervs sich in ähnlicher Weise gruppieren, wie die Lappen einer acinösen Drüse um ihren Ausführungsgang« (Heymons).

Die Zellen, aus denen diese Lobi des Organs sich zusammensetzen, und zwischen welchen die feinen Ausläufer des Tömösvaryschen

Nerven sich verästeln, zeigen nirgends mehr den Habitus von Sinneszellen.

XVIII. Geophilidae.

Vorbemerkung: Systematisches.

Die neueste Gruppierung der in diese Familie gehörenden Gattungen verdanken wir Attems (1903), der fünf Unterfamilien aufstellt. Mir standen Vertreter der Dentifoliinae (aus der Sectio Himantariini), sowie der Oryinae und Pectinifoliinae zur Verfügung.

a. Der Kopf.

Auch hier finden wir die eigentümliche flache Kopfform wieder, die wir schon bei den Lithobiiden und Scolopendriden kennen lernten; für *Geophilus longicornis* beispielsweise beträgt die Länge 1,5 und die Breite 1,4 mm bei einer Höhe von 0,4 mm.

b. Das Organ

konnte ich bei keiner der untersuchten Formen konstatieren.

Allgemeiner Teil.

Eine vergleichend-anatomische Studie wie die vorliegende wird stets unvollkommen bleiben müssen: einmal ist es unmöglich, auch nur von jedem Genus eine Species auf den Bau und die Entwicklung des Organs hin zu untersuchen — ist es mir doch nicht einmal gelungen, von jeder Familie einen Vertreter zu erhalten — dann aber ist unsre Kenntnis der Myriopoden doch immerhin noch eine recht geringe: nur für einige wenige Gruppen sind bisher die verwandtschaftlichen Beziehungen ihrer Gattungen und Arten erkannt, und manche Gebiete[1], die reichste Ausbeute versprechen, sind in ihrer Myriopodenfauna noch viel zu wenig erforscht.

Trotzdem glaube ich, daß es jetzt schon möglich ist, den vorstehenden Untersuchungen einige allgemeine Betrachtungen über

---

[1] Es ist hier nicht der Ort, näher auf die geographische Verbreitung unsrer Arthropoden einzugehen, doch sei mir der Hinweis gestattet, daß sie in manchen Zügen eine weitere Stütze für Simroths Pendulationstheorie zu bieten scheinen: so z. B. lehrte uns der Malaiische Archipel, also der »Ostpol«, die Cermatobiiden, der »Westpol« (Central- und das nördliche Südamerika) die Glomeridesmiden kennen, zwei Familien, die nicht nur recht niedrig organisiert sind, sondern vielleicht auch am nächsten der Basis des Chilopoden-, bzw. Chilognathenstammes stehen dürften.

An andrer Stelle werde ich auf diese und ähnliche Tatsachen näher eingehen.

Homologie, systematische Bedeutung, Phylogenese und Funktion der Tömösvaryschen Organe anzuschließen.

I. Homologie der im speziellen Teil beschriebenen Organe (nebst Vergleich der äußeren Form von Kopf und Gehirn bei Diplopoden und Chilopoden).

Ich beginne damit, die allen beschriebenen Organen gemeinsamen Züge hervorzuheben:

Bei den erwachsenen Tieren entsendet der Lobus frontalis des Protocerebrums einen Nerven, den Nervus Tömösvaryi, welcher, wenn Augen und damit ein Nervus und Lobus opticus vorhanden sind, dicht neben dem letzteren entspringt. Er verläuft dann ohne Verästelungen und in gerader Richtung lateralwärts, um ein eigentümliches dem Kopfchitin dicht anliegendes sensorisches Epithel zu versorgen. Die Zellen dieses Epithels verleugnen niemals ihren Zusammenhang mit der Hypodermis: ihre distalen Enden sind zu feinen Fasern ausgezogen, während der Kern im proximalen, birnförmigen Teil gelegen ist. Zwischen diesen Sinneszellen verzweigt sich der Tömösvarysche Nerv. — Diejenige Stelle des Kopfchitins, unter welcher das Sinnesepithel sich ausbreitet, ist in verschiedener, für die einzelnen Gruppen charakteristischer Weise modifiziert.

Die entwicklungsgeschichtlichen Befunde stimmen, soweit überhaupt bisher derartige Untersuchungen vorliegen, gut überein: seitlich und etwas nach hinten von den lateralen Hirngruben, der Bildungsstätte des Lobus frontalis, findet zu einer bestimmten Zeit eine Einwanderung von Zellen statt, die einerseits mit der Hypodermis, anderseits mit dem Lobus frontalis in kontinuierlichem Zusammenhang stehen. Diese erste Anlage hat also, wie gesagt, ihren Platz stets, sowohl bei Chilopoden wie bei Diplopoden, ganz seitlich am Kopfe! — Gleichzeitig mit der Ausbildung des Lobus opticus zieht sich der Lobus frontalis allmählich von der Hypodermis zurück bis auf einen kleinen Strang, eben den Nervus Tömösvaryi. Ist das Organ rudimentär, so wird auch seine Verbindung mit der Hypodermis vollkommen gelöst, das ganze Gebilde sinkt in die Tiefe; andernfalls wandeln sich die eingewucherten Zellen zum Sinnesepithel um, indem sie sich in die Länge strecken; gleichzeitig entsteht an der Kopfoberfläche der Schutzapparat (als einen solchen müssen wir wohl die eigentümlichen Umwandlungen, die an dieser Stelle vor sich gehen, deuten. — Vgl. unter II).

Bei der soeben skizzierten großen Übereinstimmung der Organe in Bau und Entwicklung — auf die etwas isoliert stehenden Pselaphognathen gehe ich am Schluß dieses ersten Abschnittes näher ein — genügen die Unterschiede in der Art des Schutzapparates nicht, um gegen eine Homologie der einzelnen Organe zu sprechen.

Anders dagegn verhält es sich mit ihrer verschiedenen Lage: wenn wir die Schläfengruben bei den Chilognathen stets auf dem Clypeus, ungefähr in der Mitte zwischen seinem Vorder- und Hinterrand, mehr oder weniger seitlich gelegen, bei den Scutigeriden ganz seitlich aber doch vom proximalen und distalen Kopfende ungefähr gleichweit entfernt und endlich bei den Chilopoden (Lithobiiden) ganz vorn an der Stirnfläche, ja bisweilen direkt an der Ventralfläche des Kopfes liegen sehen, so könnte wohl diese Lageverschiedenheit als Beweis für die Verschiedenartigkeit der betreffenden Organe geeutet werden.

Daß ein solcher Schluß ungerechtfertigt wäre, geht hervor aus einem:

Vergleich der Chilognathen und Chilopoden in bezug auf die Konfiguration von Gehirn und Kopf.

Vorbemerkung: über die Figuren 24 bis 28 sei mitgeteilt, daß sie Rekonstruktionen nach Schnittpräparaten darstellen, zu deren Kontrolle bei größeren Formen das Gehirn in toto aus dem ganzen Kopf herauspräpariert und verglichen wurde. Zum Zwecke der größeren Auschaulichkeit tritt in den Abbildungen das Protocerebrum deutlicher hervor aus dem Gehirn, als dies in natura der Fall ist.

Im allgemeinen ist das Myriopodengehirn gut bekannt; auf die histologischen Verhältnisse hier näher einzugehen, muß ich überhaupt verzichten, da es zu weit führen würde. Aber gerade die äußere Morphologie, auf die es hier besonders ankommt, und welche die Chilognathen + Scutigeriden scharf von den Chilopoden trennen läßt, ist bisher niemals in dieser ihrer charakterisierenden Eigenschaft betont werden.

a. Chilognatha.

1) Gehirn: Bevor ich mich der Beschreibung seiner äußeren Form zuwende, möchte ich einige Angaben machen über zwei Familien, deren Gehirn noch wenig oder gar nicht untersucht worden ist.

α. Polydesmiden.

Newport (1843) ist meines Wissens der einzige Autor, der über das Gehirn dieser Familie einige Beobachtungen mitteilt, doch übersah er mehrere eigentümliche Besonderheiten. Ich gebe daher in Fig. 24 eine Abbildung in der Ansicht von oben, in Fig. 25 in der Ansicht von hinten, d. h. von der dem Rumpf zugekehrten Seite: das Protocerebrum ist gut entwickelt, aber sehr viel kleiner als das Deuterocerebrum. Da sich die Polydesmiden nicht durch geringere psychische Fähigkeiten — als deren Sitz das Protocerebrum allgemein gilt — von den andern Chilognathen unterscheidet, so muß die Reduktion dieses Gehirnteils darauf zurückgeführt werden, daß Sehorgane bei dieser Familie niemals vorhanden sind. Die Bedeutung der Sinnesorgane für die Ausbildung des Gehirns, auf die schon Heymons (1901) hinwies, zeigt sich also auch hier wieder deutlich. — Das vollständige Fehlen des Nervus und Lobus opticus hat zur Folge, daß der Nervus Tömösvaryi der einzige vom Protocerebrum entspringende Nervenstamm bleibt; seine Stärke ist recht erheblich, doch immerhin geringer als die des Antennennerven, der in typischer Weise vom Deuterocerebrum seinen Ursprung nimmt. — Am Tritocerebrum fallen besonders die sehr langen Connective[1] zum Unterschlundganglion auf. Über die Commissura transversalis oesophagi, welche als Commissur der Loben des Tritocerebrums jene Connective noch vor ihrer Vereinigung mit dem Ganglion suboesophageale verbindet, ist Besonderes nicht zu sagen.

β. Lysiopetalidae.

Bei dieser Familie ist das Gehirn überhaupt noch nicht beschrieben worden; Fig. 26 stellt es dar von der dorsalen, Fig. 27 in der Ansicht von der hinteren, also dem Rumpf zugekehrten Seite. Eine sofort in die Augen springende Eigentümlichkeit zeigt sich in dem Verhalten der Nervi optici: während die Antennennerven sich direkt nach rechts bzw. links aus dem Deuterocerebrum abzweigen, ziehen die Sehnerven schräg nach hinten; es hängt dies damit zusammen, daß die Augen bei dieser Familie ihren Platz so weit hinten haben. Besonders deutlich tritt der eigentümliche Verlauf des Opticus hervor bei der Ansicht des Gehirns von oben (Fig. 26), bei welcher auch der viel schmächtigere Nervus Tömösvaryi zu sehen ist. Er schmiegt sich dem Opticus dicht an, zieht also ebenfalls schräg nach hinten. — Wir dürfen wohl in diesem Verlauf der Nerven des Protocerebrums ein weiteres Zeichen für die teilweise recht niedrige Organisationsstufe der Lysiopetaliden erblicken. — Im übrigen kann die Abbildung ihres Gehirns für die folgenden Betrachtungen als dem für alle Chilognathen geltenden Typus entsprechend angesehen werden.

---

[1] Es erscheint angebracht, die schon längst für die Mollusken eingebürgerte Terminologie auf die Arthropoden zu übertragen und wie dort so auch hier sprachlich zwischen Connectiven und Commissuren zu unterscheiden. Danach muß die als »Schlundcommissur« früher bezeichnete Verbindung von Tritocerebrum und Ganglion suboesophageale »Connectiv« heißen, da sie nicht zwei bilateralsymmetrisch gelegene Ganglien des gleichen Metamers, sondern zwei, verschiedenen Metameren angehörige, derselben Seite verbindet.

Das, worauf ich an dieser Stelle vor allem Wert lege, als charakteristisch für das Gehirn sämtlicher Chilognathen-Familien ist nun folgendes: Die einzelnen Bestandteile, aus denen es sich zusammensetzt, liegen über bzw. untereinander; am weitesten dorsal finden wir das Protocerebrum, weiter ventralwärts folgt das Deuterocerebrum, unter diesem das Tritocerebrum, das seine Äste, die Schlundconnective, wiederum nach abwärts entsendet. Daher haben wir auch nur auf Transversalschnitten bzw. bei der Ansicht des Gehirns von der dem Rumpfe zugekehrten Seite, einen Überblick über seine sämtlichen Teile; beim Anblick von oben, von der Dorsalseite, ist nur das Protocerebrum sichtbar, von den übrigen Anschwellungen dagegen nur so viel wie seitlich nach rechts und links über das Protocerebrum hinausragt. (Letzteres ist fast nur der Fall bei dem Deuterocerebrum der blinden Formen, bei denen das Protocerebrum schwächer als bei den sehenden entwickelt ist.)

2) Der Kopf. Die Konfiguration des Chilognatengehirns steht in innigster Beziehung zur Form ihres Kopfes: er ist stets mehr oder weniger rundlich. Die folgende Tabelle zeigt das Verhältnis der größten Höhe — auf die es bei einem solchen Vergleiche besonders ankommt — zur Breite und Länge[1].

Die Höhe, die meist in der Kopfmitte, zwischen den Antennen, selten (bei den beiden ersten Familien) am proximalen Kopfende am größten ist, sinkt also nirgends unter $^2/_3$ der Länge, bzw. $^1/_2$ der Breite; der Kopf besitzt also in seinen seitlichen Partien Raum genug für die drei Kopfsinnesorgane, die Antennen, die Augen und die Schläfengruben.

---

[1] Hier wie im folgenden bei den Chilopoden berücksichtige ich nur diejenigen Familien, bei denen das Tömösvarysche Organ sich hat nachweisen lassen; bei den andern sind die Kopfverhältnisse den verwandtschaftlichen Beziehungen entsprechend.

	Höhe : Länge wie	Höhe : Breite wie
Glomeridae	4 : 5	4 : 7
Glomeridesmidae	2 : 3	2 : 3
Sphaerotheriidae	1 : 1	1 : 2
Lysiopetalidae	5 : 6	1 : 2
Polydesmidae	5 : 6	1 : 2
Craspedosomatidae	3 : 4	3 : 5
Chordeumidae	4 : 5	3 : 5

b. Scutigeridae.

1) Gehirn: Auffallenderweise zeigt diese Familie im Bau des Gehirns große Übereinstimmung mit den Chilognathen: Protocerebrum, Deuterocerebrum und Tritocerebrum folgen einander in dorsoventraler Richtung und als Verbindung der Loben des Tritocerebrums findet sich wie dort so auch hier eine freie, nicht mit dem übrigen Gehirn wie bei den andern Chilopoden verschmelzende Commissura transversalis oesophagi.

2) Der Kopf hat daher, wie nicht anders zu erwarten, gleichfalls Ähnlichkeit mit dem der Chilognathen: er ist rund und seine größte Höhe verhält sich zur Länge wie 3 : 4, zur Breite wie 6 : 5. Die Folge hiervon ist wiederum die ganz seitliche Lage der drei Kopfsinnesorgane.

c. Chilopoda.

1) Gehirn: Seine charakteristische Konfiguration, die sämtlichen, diese Gruppe bildenden Familien mit Ausschluß der Scutigeriden eigentümlich ist und sie in direkten Gegensatz zu den Chilognathen +Scutigeriden stellt, besteht in folgendem: Die Ganglienknoten, die dort in dorsoventraler Richtung sich aneinander schlossen, folgen sich hier von vorn nach hinten: am weitesten rostrad finden wir das Deuterocerebrum mit den Nervi antennales, am weitesten caudalwärts erstrecken sich die Oesophagus-Connective. Außerdem ist die Commissura transversalis oesophagi mit dem Gehirn verschmolzen.) Um das ganze Cerebrum in seiner größten Ausdehnung übersehen zu können, bedarf es demnach einer Ansicht von der Dorsalseite; eine solche ist in Fig. 28 für Scolopendra gegeben.

2) Der Kopf: Seine Form steht wieder in Wechselbeziehung zur Form des Gehirns; er ist ganz abgeflacht, seine dorsoventralen Dimensionen erscheinen außerordentlich reduziert, während er in rostro-caudaler sowie in perlateraler Richtung stark entwickelt ist. Die letztgenannten beiden Dimensionen sind bei jedem Tier einander

ungefähr gleich. Das Verhältnis der Höhe zur Länge bzw. zur Breite beträgt bei den Lithobiiden 1 : 3, bei den Scolopendriden 1 : 3,3, ist also beträchtlich geringer als die gleiche Proportion bei den Chilognathen und bei den Scutigeriden.

Diese eigentümliche abgeplattete Form des Kopfes ist der Grund, warum die Kopfsinnesorgane keinen Platz an den Seiten finden können; sie sind gezwungen nach vorn zu rücken, wo sie dann teilweise sogar bis auf die Ventralseite herunterreichen: hier finden wir sowohl bei den Lithobiiden wie bei den Scolopendriden die Antennen und die Augen, bei den ersteren schließen sich ihnen die Tömösvaryschen Organe an, die bei den Scolopendriden jede Verbindung mit der Oberfläche gelöst haben.

Aus dieser vergleichenden Gegenüberstellung der Chilognathen und Chilopoden scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß die verschiedene Lage der Schläfengruben nur bedingt ist durch die verschiedene Konfiguration des Kopfes und damit des Gehirns; auch sie kann daher nicht gegen eine Homologisierung ins Feld geführt werden.

Es bedarf jetzt noch einiger Worte über die

d. Pselaphognatha.

Bereits Bode (l. c.) homologisiert die drei Paar becherförmigen, je eine Borste tragenden Gruben des *Polyxenus* (s. S. 606) mit den Tömösvaryschen Organen der Glomeriden. Dieser Ansicht schließe ich mich aus folgenden Gründen an:

Bei beiden Gruppen finden wir das Organ an derselben Stelle, nämlich medianwärts von den Augen bzw. lateralwärts von den Antennen; die Borsten und die Dreiteilung lassen sich ohne Schwierigkeit erklären: *Polyxenus* beweist in seinem ganzen Körperbau, daß er die Tendenz hat, Haargebilde nach außen abzuscheiden (ich erinnere an die reihen- oder büschelförmig angeordneten Trichome auf den Tergiten und den Pleuren), wobei natürlich die Schläfengruben nicht ausgeschlossen waren. Die auf diesen letzteren entstandenen, zunächst wohl nur sekundären Wert besitzenden Borsten gewannen aber allmählich an Bedeutung und übten einen Einfluß (vielleicht sogar auf die Funktion, sicherlich aber) auf die Konfiguration der Schläfengruben aus, dahin gehend, daß diese im großen und ganzen schwanden und nur noch in unmittelbarer Umgebung der Haare bestehen blieben.

Die im speziellen Teil beschriebenen Organe dürften somit als einander homologe Gebilde aufzufassen sein.

II. Vergleich der Organe in ihrer verschiedenen Ausbildung; ihre Bedeutung für die Gruppensystematik.

A. Die verschiedene Ausbildung des Tömösvaryschen Organs.

Außer Betracht lasse ich hier diejenigen Gruppen, bei denen das Organ entweder nicht oder doch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist, d. h. die Pauropoden, Polyzoniiden, Juloideen und Geophiliden. Ganz außerhalb jedes Vergleichs mit den andern Familien, die im Besitz des Organs sind, stehen auch die Scolopendriden, bei denen es jedes Zusammenhanges mit der Kopfoberfläche entbehrt und somit die Funktion als Hautsinnesorgan verloren hat.

Bei den übrigen Gruppen ist fraglos das sensorische Epithel der wichtigste Teil, und dieses fanden wir überall in annähernd gleicher Weise ausgebildet (vgl. allgem. Teil I). Dagegen macht sich zwischen den Chilopoden und den Diplopoden ein wesentlicher Unterschied bemerkbar in der Art, wie die Sinneszellen nach außen abgeschlossen sind.

1. Chilopoden.

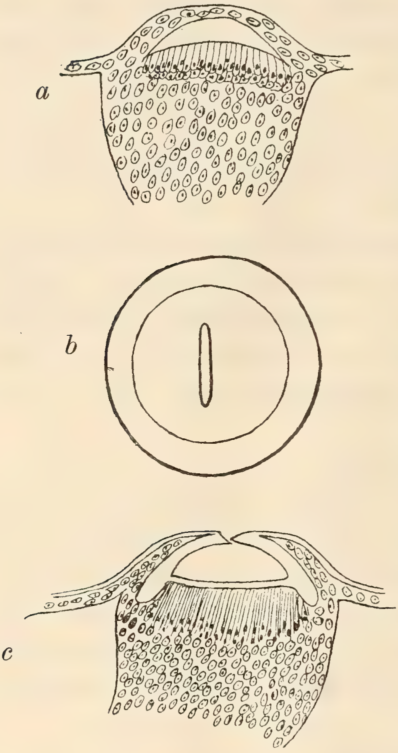
Das Organ liegt bei den zwei Familien, bei welchen es nachgewiesen ist (Lithobiiden und Scutigeriden), ganz oberflächlich; auch im feineren Bau stimmen beide überein, denn das Vorkommen des »Organfeldes« bei einigen Lithobiern erscheint als eine recht unwesentliche sekundäre Erwerbung. Vor allem aber kommuniziert hier das Sinnesepithel durch eine Öffnung der deckenden Chitinhaut direkt mit der Luft.

2. Diplopoden.

Bei allen finden wir — im Gegensatz zu den Chilopoden — die percipierenden Elemente durch eine recht dünne, aber stets einheitliche Chitindecke von der Außenwelt abgeschlossen. Es lassen sich aber hier gleichsam zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen unterscheiden, indem das Organ bald mehr der Kopfoberfläche anliegend und flächenhaft ausgebildet, ohne (Glomeridesmiden) oder mit (Glomeriden, Polydesmiden) besonderen Eigentümlichkeiten der Chitindecke, bald mehr in die Tiefe verlagert erscheint; in letzterem Fall kommen die percipierenden Elemente an das innere Ende einer Röhre zu liegen, deren Wand einfach (Lysiopetalidae) oder durch

Bildung von Zähnchen (Sphaerotheriidae), Querfalten (Chordeumidae), Bläschen (Craspedosomatidae) kompliziert ist.

So groß diese Unterschiede auf den ersten Blick auch sein mögen, sie lassen sich doch sehr leicht erklären. Den Schlüssel zum Verständnis bietet die von mir bereits früher beschriebene (1904) Entwicklung von *Glomeris*, die wir hier um so eher heranziehen können, als ihr Organ, wie wir sehen werden, eine verhältnismäßig niedere Organisationsstufe einnimmt. Zwei Stadien sind es besonders, und zwar die von mir als drittes und viertes bezeichneten, die hier in Betracht kommen; sie sind dort auf Fig. 11—13 dargestellt und seien jetzt nochmals kurz skizziert:



Textfig. *a*, *b*, *c*.

Stadium III (Fig. *a*): in dem bisher undifferenzierten Ectoderm ist eine Sonderung eingetreten; distal hat sich eine in toto kappenförmige Zellschicht abgehoben, die von der proximalen, mit dem Gehirn in Verbindung bleibenden Partie durch einen Hohlraum geschieden ist. Das Sinnesepithel ist schon — durch Umwandlung von Hypodermiszellen — gebildet.

Zu diesem Stadium haben außer den Glomeriden, bei denen ich die weitere Entwicklung und den definitiven Bau als bekannt voraussetzen darf, die Glomeridesmiden und Polydesmiden Beziehung. Die beiden letzteren Familien scheinen mir aber eine noch tiefere Organisationsstufe zu repräsentieren: bei den Glomeridesmiden liegen die Sinneszellen anscheinend dicht unter der einheitlichen, überall gleichmäßig dünnen Chitindecke. Von ihnen unterscheiden sich die Polydesmiden nur dadurch, daß — aus Gründen, die sich unsrer Kenntnis entziehen, die aber wohl sicherlich auf dem Gebiete der Oecologie zu suchen sind — die Chitindecke sich in ihrem Centrum verdickte; infolgedessen finden sich die Sinneszellen nur mehr in den peripheren Teilen, nicht aber in den centralen, wo sie durch die Skelettverdickung in ihren Funktionen gehindert und also zwecklos wären.

Stadium IV (Fig. *b* und *c*): in der Aufsicht erscheint das Organ als runde Erhebung, die von einer zur Kopf-Prinzipalachse parallelen Spalte durchsetzt wird; auf dem Querschnitt ist zu erkennen, daß die im vorigen Stadium einheitliche Kappe gespalten ist, das Sinnesepithel ist aber trotzdem von einer gleichmäßigen, zarten Chitinhaut bedeckt.

Auf dieses Stadium läßt sich das ausgebildete Organ bei den Sphaerotheriiden, Lysiopetaliden, Chordeumiden und Craspedosomiden zurückführen: bei allen sehen wir äußerlich eine rundliche Erhöhung (Grubenwall), die im Centrum eine nun nicht mehr spalt- sondern kreisförmige Eingangsöffnung (Porus) zeigt. Bei jeder der genannten vier Familien sind die percipierenden Elemente in die Tiefe gesunken, ohne den Zusammenhang mit der Oberfläche zu verlieren; die umgebende Luft kann durch den Porus in eine längere oder kürzere Röhre dringen, an deren innerem Ende jene Elemente Platz gefunden haben.

Ist diese meine Auffassung, daß die Organe bei jener Gruppe von Familien in Beziehung zu setzen sind zu dem Glomeridenstadium IV, richtig, so muß die Röhre als sekundäre Erwerbung angesehen werden. Und in der Tat sprechen sowohl die anatomischen wie die entwicklungsgeschichtlichen Befunde dafür, daß die Röhre ontogenetisch später entsteht, als das Sinnesepithel: im speziellen Teil habe ich bei den Sphaerotheriiden nachzuweisen versucht, daß die verschiedene Färbung des Endblasen- und Röhren-Chitins — letzteres vom Hämatoxylin bläulich gefärbt, ersteres mit dem natürlichen gelbbraunen Farbenton — sich dadurch erklären läßt, daß die Endblase früher entstanden und daher reicher chitinisiert ist als die Röhre. — Bei den Craspedosomiden habe ich gezeigt, daß das wenn auch nicht reichliche entwicklungsgeschichtliche Material doch den folgenden Schluß verlange: die Gesamtlänge des Organs, d. h. seine Tiefenentwicklung ist in der Jugend relativ geringer als bei den Erwachsenen, und zwar ist es der Röhrenteil, der, wenn die Endblase schon vollkommen fertig gebildet erscheint, noch weit zurückgeblieben ist und erst sehr viel später das ihr bei den Erwachsenen zukommende Längenverhältnis zur Endblase erreicht.

Nunmehr wird auch die Form des Sinnesepithels ohne weiteres verständlich: am Ende der Röhre gelegen, ragt es bald zapfenförmig

— Lysiopetaliden, Chordeumiden, Craspedosomiden — bald in Gestalt einer Halbkugel — Sphaerotheriiden — von unten her in das Lumen der Röhre, nach ihrer oberflächlichen Öffnung hin, auf; es wurde bereits in einem früheren Stadium angelegt und sank dann in die Tiefe, konnte sich aber hier nicht nach den Seiten ausdehnen und mußte die durch das Wachstum des ganzen Tieres bedingte Größenzunahme in andrer Weise zu erreichen suchen, eben dadurch, daß es sich in der geschilderten Weise nach außen hervorstülpte.

Betrachten wir nunmehr die, wie sich aus den vorstehenden Ausführungen ergibt, ontogenetisch und damit wohl auch phylogenetisch später als der percipierende Hauptbestandteil des Organs auftretende Röhre. Von Interesse ist zunächst ihre Längenausdehnung, über die folgende Tabelle[1] Aufschluß gibt:

	Kopflänge	Röhrenlänge	Es verhält sich Kopf- zu Röhrenlänge wie
Lysiopetalidae	3 mm	75 μ	1 : 40
Sphaerotheriidae	5 »	200 »	1 : 25
Chordeumidae	1 »	50 »	1 : 20
Craspedosomatidae	1 »	75 »	1 : 13

Je nachdem die Röhre mehr oder weniger in die Tiefe entwickelt ist, desto bedeutender oder geringer zeigen sich die oben bereits kurz erwähnten Komplikationen ausgebildet: Bei den Lysiopetaliden, bei denen die Röhre relativ am kürzesten ist, erscheinen die kleinen, in ihr Lumen hinein vorspringenden Zähne recht schwach; bei den Sphaerotheriiden, deren Röhre an Länge $^1/_{25}$ der Kopflänge beträgt, sind die Zähnchen und Vorsprünge reichlich zur Ausbildung gelangt. Bei den Chordeumiden — Röhre $^1/_{20}$ der Kopflänge — tritt uns eine andre Art von Komplikation entgegen, indem die Röhrenwand zahlreiche Querfalten aufweist. Durch Verbindung einer derartigen Querfaltung mit einer Längsfaltung erreicht die Röhre der Craspedosomiden — bei einer Tiefenentwicklung von $^1/_{13}$ der Kopflänge — den höchsten Grad von Komplikation: die Wand ist nach außen in Gestalt zahlreicher kleiner Bläschen hervorgewölbt, bei gleichzeitiger Entwicklung nach innen in das Lumen hineinragender Zähnchen.

Als Motiv für die Entstehung der Röhre und ihrer Besonderheiten kann wohl nur ein größeres Schutzbedürfnis der percipierenden Elemente angesehen werden; das gleiche gilt für die beiden mit charakteristischem Zahnverschluß ineinander greifenden Chitinlamellen der Glomeriden und wohl auch für die centrale Verdickung in der oberflächlichen Chitindecke bei den Polydesmiden.

---

[1] Die im speziellen Teil als Paradigma jeder einzelnen Familie gewählten Species bilden die Grundlage für die Tabelle.

3. Pselaphognatha.

Für diese habe ich bereits oben (S. 618) meine Auffassung von der Entstehung der drei Gruben und ihrer Borsten dargelegt.

4. Symphyla.

Bei ihnen scheint das Organ eigentümlicherweise mehr nach dem Chilopoden- als nach dem Diplopodentypus gebaut zu sein, wenigstens spricht die feine Öffnung, welche in eine rundliche Vertiefung führt, für eine Ähnlichkeit mit den Lithobiiden.

Die verschiedene Ausbildung des Organs bei sämtlichen Myriopodengruppen ist ersichtlich aus folgendem

Schema des Tömösvaryschen Organs.

A. Organ als Hautsinnesorgan an der Kopfoberfläche gelegen.
  I. Jederseits drei Gruben mit je einem feinen Haar Polyxeniden
  II. Jederseits eine Grube; Sinnesepithel von dünner Chitindecke nach außen vollständig abgeschlossen . . . Chilognatha
    a. Organ in der Oberfläche entwickelt
      1) als einfache Grube . . . . . . Glomeridesmidae
      2) mit geringerer oder größerer Komplikation der äußeren Schutzdecke . . . . Polydesmidae, Glomeridae
    b. Organ in der Tiefe entwickelt durch Ausbildung einer Röhre
      1) Röhre kurz mit wenigen kleinen Zähnchen Lysiopetalidae
      2) Röhre etwas länger mit reichlicher Zähnchenbildung Sphaeriotheriidae
      3) Röhre ziemlich lang mit Wandfaltung und geringer Zähnchenbildung . . . . Chordeumidae
      4) Röhre sehr lang mit Bläschenbildung in der Wand und zahlreichen Zähnchen . . . . Craspedosomatidae
  III. Jederseits eine Grube; Sinnesepithel durch eine Öffnung in der Chitindecke direkt mit der Luft in Berührung
    a. Öffnung führt in eine rundliche Vertiefung . Symphyla

b. Sinneselemente dicht unter der Öffnung
Chilopoda anamorpha
  1) stets ohne Ausbildung eines Organfeldes Scutigeridae
  2) oft mit Ausbildung eines Organfeldes . Lithobiidae

B. An der Kopfoberfläche anscheinend ein nicht mit Sicherheit zu homologisierendes Gebilde . . . . Pauropoda

C. An der Kopfoberfläche ist nichts vom Organ zu sehen
  1) Organ im Innern vorhanden . . . Scolopendridae
  2) Organ fehlend (immer?)
Juloidea, Polyzoniidae, Geophilidae.

B. Bedeutung des Organs für die Systematik.

Es ist wohl niemals angebracht, auf Grund eines einzigen Organs größere Verschiebungen in dem bisher gültigen System einer Tiergruppe, d. h. also doch in der Auffassung ihrer Phylogenese, vorzuschlagen. Daher liegt es mir auch fern, hier die Ausbildung der Tömösvaryschen Organe zu einer neuen Einteilung der Myriopoden benutzen zu wollen, etwa wie dies Pocock unter alleiniger Berücksichtigung der Stigmenverteilung bei den Chilopoden getan hat (was meist, wie wir unten sehen werden, zu ganz falschen Vorstellungen führt). Ich beabsichtige im folgenden nur zu zeigen, in welcher Weise jene Sinnesorgane geeignet sind, die eine oder die andre Anschauung zu unterstützen.

1. Progoneata und Opisthogoneata.

Für die Gegenüberstellung dieser beiden von Pocock (1893) begründeten Abteilungen der Atelocerata (Heymons) geben die Schläfengruben keine Anhaltspunkte, da sie einerseits bei den Symphylen, wie gesagt, größere Ähnlichkeit mit denen der Chilopoden als der Diplopoden besitzen, anderseits aber wir bei den Collembolen homologe Gebilde kennen lernen werden, die nach dem Diplopodentypus gebaut zu sein scheinen.

2. Diplopoda.

Seit Pocock (1887) werden in dieser »Klasse« zwei »Unterklassen« einander gegenübergestellt, die *Pselaphognatha* Latzel und die *Chilognatha* Latr. Diese Trennung hatte bereits Latzel in seinem berühmten Myriopodenwerk (l. c.) vorgeschlagen, sie erscheint nunmehr auch durch den Bau der Tömösvaryschen Organe als dringend geboten: bei *Polyxenus* lassen sich diese zwar ohne große Schwierigkeit in der oben ausgeführten Weise auf die der Chilognathen zurückführen, zeigen aber doch eine sehr aberrante Ausbildung.

3. Chilognatha.

Eine systematische Gruppierung der diese Unterklasse bildenden Familien ist in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten mit größerem oder geringerem Erfolge versucht worden:

Pocock (1887) koordiniert den Helminthomorphen, unter welchem Namen er alle übrigen Familien zusammenfaßt, die Glomeriden und Sphaeriotheriiden als erste Ordnung *Oniscomorpha*, und als zweite Ordnung *Limacomorpha* die Glomeridesmiden. Dieses Auseinanderreißen dreier so eng zusammengehöriger Familien wurde mehrfach gemißbilligt, z. B. von Attems (1899), doch fand es auch Nachahmung: Cook (1893) nahm die Pococksche Einteilung an, nur daß er die Helminthomorphen in fünf Ordnungen auflöst, deren eine, *Merocheta*, so heterogene Gruppen wie die Lysiopetaliden, Craspedosomiden und Polydesmiden umfaßt, während auf die Juloideen (im weitesten Sinne) drei Ordnungen (*Monocheta*, *Diplocheta* und *Anocheta*) entfallen. Auch Silvestri (1903) behält die Trennung der *Limacomorpha* und *Oniscomorpha* bei, die Unnatürlichkeit der Cookschen *Merocheta* ist aber ihm gleichfalls aufgefallen: er läßt nur noch die Polydesmiden s. lat. unter diesem Ordnungsnamen bestehen und vereinigt die Lysiopetaliden mit den Chordeumiden (und ihren Verwandten) zur Ordnung der *Coelochaeta*, die mir aber keineswegs natürlicher zu sein scheint. Im Gegensatz hierzu umfassen dann die Juloideen, die doch augenscheinlich enger miteinander verwandt sind, als die Lysiopetaliden mit den Chordeumiden, bei Silvestri vier Ordnungen, indem er den genannten drei Cookschen Ordnungen noch die echten Juliden (*Julus*, *Isobates*, *Blanjulus* usw.) als *Zygochaeta* koordiniert.

Dem bisher betrachteten Einteilungsversuche widerspricht, wie ich glaube, auch der Bau der uns hier interessierenden Organe.

Den natürlichen Verhältnissen, wie sie mir durch die Phylogenese bedingt zu sein scheinen, trägt wohl am besten das System Verhoeffs (1894) Rechnung, das nur zwei große, unter anderm durch die Lage der männlichen Copulationsfüße charakterisierte Ordnungen, die *Opisthandria* und *Proterandria*, gegenüberstellt. Diese Einteilung kann nunmehr auch durch die verschiedene Ausbildung der Schläfengruben unterstützt werden: jede der beiden Gruppen umfaßt niedrigere Familien, bei denen sie oberflächlich, und höhere, bei denen sie durch Ausbildung eines Röhrenteils mehr in die Tiefe entwickelt sind.

4. Opisthandria.

Hier stehen, was die Ausbildung des Organs anbetrifft — aber auch wohl überhaupt — am tiefsten die Glomeridesmiden; ihnen schließen sich die Glomeriden an: bei beiden sind die persistierenden Elemente oberflächlich gelagert. Nur die Sphaeriotheriiden besitzen ein mehr ins Innere, an das Ende einer verhältnismäßig kurzen aber durch Zähnchenbildung komplizierten Röhre gerücktes Sinnesepithel. Sie können wohl auch auf Grund ihrer übrigen anatomischen Verhältnisse als die höchsten *Opisthandria* gelten.

5. Proterandria.

Berlese (1886) will von den Chordeumiden die Lysiopetaliden und von diesen wieder die Juliden ableiten; das gleiche scheint Attems (1898) ausdrücken zu wollen durch Aufstellung seiner Unterordnungen in der Reihenfolge *Polydesmoidea*, *Chordeumoidea*, *Callipodoidea* (= Lysiopetaliden) und *Juloidea*; Schmidt (1895) endlich will die Polydesmiden neben die Juliden rangieren und sieht in ihnen beiden die höchsten Repräsentanten der ganzen Ordnung.

Gegen diese Versuche kann nunmehr auch das Tömösvarysche Organ ins Feld geführt werden, dessen Ausbildung sich von allen vorhandenen Systemen am besten mit der, wiederum auf Grund der männlichen Copulationsfüße gegebenen Einteilung Verhoeffs (1900a) deckt:

a. Die Opisthospermophora Verh. = *Juloidea* Attems = Julidae aut. s. lat. werden wohl jetzt von den meisten Autoren als die höchsten Diplopoden betrachtet, so daß das von Haase (1881) für die Chilopoden aufgestellte Elongationsprinzip — die segmentreicheren Formen stammen von segmentärmeren — auch für die Diplopoden seine Anwendung findet. Das Organ ist bei ihnen (allen?) geschwunden oder doch im Schwinden begriffen, wie dies auch bei den höchsten Chilopoden der Fall ist (s. u.); es kann daher keinen Einfluß auf die Einteilung dieser Gruppe haben.

b. Ascospermophora Verh. = *Chordeumoidea* Attems. Hier stehen sich zwei Familien gegenüber, die sich in bezug auf das Schläfenorgan in der Weise trennen lassen, daß der beiden zukommende Röhrenteil bei der einen — den Chordeumiden — nur Querfaltung, bei der andern — den Craspedosomiden — Quer- und

Längsfaltung und dadurch entstandene Bläschenbildung aufweist. Es bleibe dahingestellt, ob die erstere nicht auf Grund dieses Unterschiedes (und einiger Besonderheiten im Bau der Copulationsorgane) als die ursprünglichere angesehen werden muß; die Entwicklungsgeschichte (s. S. 598) würde jedenfalls hierfür sprechen: wir haben gesehen, daß die Craspedosomiden in der Jugend ein Stadium durchlaufen, auf welchem die Schläfengrube die größte Ähnlichkeit mit der der erwachsenen Chordeumiden besitzt.

c. Proterospermophora Verh. = *Polydesmoidea* + *Callipodoidea* Attems. Die zwei letzten Familien der *Proterandria*, die Polydesmiden und Lysiopetaliden, scheinen jede für sich eine recht niedrige Stufe einzunehmen. Bei der ersteren ist das Organ noch rein oberflächlich entwickelt; bei der letzteren finden wir zwar schon einen Röhrenteil, doch ist dieser kürzer als bei allen andern Chilognathen (vgl. Tab. S. 622). — Die Polydesmiden mit SCHMIDT (l. c.) neben die Juliden zu stellen, ist daher auch durch die Ausbildung der Schläfenorgane unmöglich gemacht, welche ebenso gegen die Einreihung der Lysiopetaliden zwischen die Chordeumiden und Juliden (nach BERLESE und ATTEMS) spricht. Beide Familien aber als *Proterospermophora* an den Anfang der *Proterandria* zu setzen, könnte auch durch die einfache Organisation ihrer TÖMÖSVARYschen Gruben verteidigt werden; dabei erscheint es jedoch zweifelhaft, ob diese Unterordnung dann den phylogenetischen Verhältnissen in derselben Weise Rechnung trägt wie dies wohl sicherlich die Aufstellung der *Ascospermophora* und *Opisthospermophora* tut.

6. Colobognatha.

ATTEMS (1899/1900) stellt den bisher betrachteten und von ihm als *Eugnatha* zusammengefaßten Proterandrien die *Colobognatha* gegenüber. LATZEL (l. c.) hatte sie früher den *Pselaphognatha* und *Chilognatha* koordiniert und auf ihn greift neuerlich SILVESTRI (1903) zurück.

Schläfengruben habe ich bei ihnen nicht auffinden können; sollten wir also in der Tat in ihnen (speziell in den Polyzoniiden) keine degenerierten, sondern mit VERHOEFF (1901 b) »eine Vorläufergruppe für die übrigen Chilognathen« erblicken müssen, »die in einigen ihrer Zweige schon eigne Wege eingeschlagen haben«, so dürften diese eignen Wege sie, wenigstens in der Ausbildung der TÖMÖSVARYschen Organe, schon recht weit ab von dem Hauptstamm geführt haben.

Auch mir scheinen die Colobognathen in ihrer ganzen Organisation von den andern Chilognathen derart abzuweichen, daß ich sie nicht den *Proterandria* subsumieren, sondern diesen und den *Opisthandria* als dritte Ordnung koordinieren möchte.

7. Chilopoda.

Seit Aufstellung dieser Gruppe durch Latreille sind die Bemühungen der Systematiker darauf gerichtet gewesen, die hierher gehörigen Familien naturgemäß zu ordnen. Unter den hierauf zielenden Versuchen machen sich zwei entgegengesetzte Tendenzen bemerkbar; die einen betonen die eigentümlichen Charaktere, durch welche die Scutigeriden sich zu allen andern Familien in Gegensatz bringen und geben ihnen daher eine ganz isolierte Stellung, Latreille (1825) trennt sie als *Inaequipedia*, Brandt (1840) als *Schizotarsia* ab. Von neueren Autoren schließen sich ihnen Verhoeff (1901a) und Pocock (1902) an, die beide — ungefähr gleichzeitig und unabhängig voneinander — den verschiedenen Bau der Respirationsorgane zur Namensgebung verwenden (Verhoeff: *Notostigmophora* und *Pleurostigmophora*, Pocock: *Notostigma* und *Pleurostigma*).

Diese Anschauung muß jedenfalls einen empfindlichen Stoß dadurch erhalten, daß sich nunmehr bei den Scutigeriden gleichfalls Tömösvarysche Organe, und zwar in genau derselben Ausbildung, gefunden haben wie bei den Lithobiiden! Ihre Entdeckung ist geeignet, jene andre Tendenz zu unterstützen, welche die Scutigeriden und Lithobiiden einander näher und in Gegensatz zu den Scolopendriden + Geophiliden bringen will.

Meinert (1868) war meines Wissens der erste, der eine derartige Einteilung vorschlug — er faßte die »Tribus Lithobiini« und die »Tribus Scutigerini« zu den »Lithobii« zusammen — doch erlangte diese Anschauung erst allgemeine Anerkennung durch Haases (1880) scharfe, die Unterschiede in der Entwicklungsperiode besonders betonende Diagnosen der *Chilopoda anamorpha* (= Scutigeriden + Lithobiiden) und *Chilopoda epimorpha* (= Scolopendriden + Geophiliden).

8. Chilopoda epimorpha.

Ziemlich allgemein werden wohl heute die beiden hierher gehörenden Familien als die höchst stehenden Vertreter der Chilopoden betrachtet, wobei also das von Haase (1881) begründete

Elongationsprinzip als berechtigt angesehen wird. Zu einem diesem Prinzip entgegengesetzten Resultat gelangte, soviel mir bekannt, nur Pocock (1902), der an den Anfang der *Chilopoda* die »Geophilomorpha« — mit variierender, fast unbeschränkter Segmentzahl — stellt und dann in aufsteigender Reihenfolge voneinander abstammen läßt die »*Scolopendromorpha*«, »*Craterostigmomorpha*«, »*Lithobiomorpha*« und als letzte, höchste die »*Scutigeromorpha*«. Diese, die natürlichen Verhältnisse, wie mir scheint, geradezu auf den Kopf stellende Auffassung von der Phylogenese der Chilopoden begründet Pocock durch ganz einseitige Berücksichtigung der Stigmenverteilung unter vollständiger Übergehung aller andern Organsysteme.

Sein System dürfte wenig Anhänger gefunden haben, jedenfalls spricht auch das Tömösvarysche Organ dagegen: schon bei den Diplopoden haben wir gesehen, daß dieses nur bei den niedrigeren Familien voll entwickelt ist, bei den höchsten aber die Tendenz zeigt, zu schwinden; hier finden wir das gleiche: den Geophiliden — mit 31 bis 173 Beinpaaren! — fehlt das Organ (immer?), während es bei den Scolopendriden zwar vorhanden ist, aber seine Verbindung mit der Kopfoberfläche verlor und damit seine Funktion als Hautsinnesorgan einbüßte (bei gleichzeitiger Übernahme einer andern?).

Silvestri (1895) hat nun vorgeschlagen, die *Epimorpha* in die beiden Ordnungen »Oligostigmata« = Fam. Scolopendridae und »Pantastigmata« = Geophilidae zu zerlegen. Diese Benennungen sind aber nicht glücklich gewählt, indem sie ein nicht = allgemein gültiges Merkmal betonen: Die von Cavanna entdeckte echte Scolopendride *Plutonium* besitzt nicht 9—11 (wie die übrigen Familiengenossen), sondern 19 Stigmenpaare. Ich erlaube mir deshalb für die Scolopendridae den Ordnungsnamen Paurometamera vorzuschlagen, da sie nur 21—23 beintragende Metamere haben; die Geophiliden, mit 31—173 beintragenden Metameren, können entsprechend als Polymetamera bezeichnet werden.

9. Chilopoda anamorpha.

Unsern heutigen Kenntnissen und Anschauungen dürfte es wohl am besten entsprechen, wenn wir sagen: unter vollkommener Anerkennung der großen Gegensätze zwischen den sämtlichen andern drei Chilopodenfamilien einerseits und den Scutigeriden anderseits finden wir doch zwischen den letzteren und den Lithobiiden — gegenüber den Scolopendriden + Geophiliden — bedeutende Übereinstimmung. (Hierher wird hinfort auch die Schläfengrube zu rechnen sein!)

Fassen wir die Frage nach der Stellung der Scutigeriden in diese Form, so wird sie von dem phylogenetisch-systematischen Gebiet auf das nomenklatorisch-praktische hinübergespielt: wir stehen vor der Unmöglichkeit, unsre Auffassung von den verschiedenen Gegensätzen auch durch verschiedene Bezeichnung der Rangstufen auszudrücken; daher müssen wir darauf verzichten, beide Gegensätze in der graphischen Darstellung des Systems kenntlich zu machen und uns mit einem begnügen.

Den ersten Versuch in dieser Richtung machte Bollmann (1893), der die Chilopoden in die beiden auch hier acceptierten Haaseschen Ordnungen *Epimorpha* und *Anamorpha* teilt und die letzteren wieder zerlegt in die Unterordnungen *Schizotarsia* Brdt. (= Scutigeridae) und *Unguipalpi* (= Lithobiidae + Cermatobiidae).

Nun ist aber die durch den Ausdruck *Schizotarsia* angedeutete Eigenschaft — Vielgliedrigkeit des Tarsus — wie schon Latzel (l. c.) nachwies, kein systematisch verwertbarer Charakter, denn nicht nur die Scutigeriden, sondern auch die Gattungen *Newportia* und *Scolopendrides* besitzen vielgliedrige Endbeintarsen; wir müssen also trotz der Priorität Bollmanns das von Silvestri (1895) vorgeschlagene System annehmen.

Nach der Verteilung der Stigmen, ob sie an den einzelnen Segmenten in der Einzahl oder in einem Paar vorkommen, teilt Silvestri die *Anamorpha* — denen auch er die *Epimorpha* gegenüberstehen läßt — ein in die *Anartiostigmata* mit unparen Stigmen = Scutigeridae, und die *Artiostigmata* mit parigen Stigmen = Lithobiiden + Cermatobiiden, denen sich auch die Craterostigmiden Pococks anschließen.

Eine systematische Gruppierung sämtlicher Myriopodenfamilien, wie sie sich aus der steten Berücksichtigung der Tömösvaryschen Organe, aber ohne Vernachlässigung der andern anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse ergibt, habe ich bereits in der Einleitung gegeben.

III. Phylogenese und Funktion der Tömösvaryschen Organe.

A. Phylogenese des Organs: Homologe Gebilde bei andern verwandten Gruppen.

Wir haben bisher gesehen, daß die Tömösvaryschen Organe bei den Myriopoden in recht verschiedener Weise zur Ausbildung gelangt sind, in derart verschiedener, daß wir sie wohl kaum für eine

Neuerwerbung halten dürfen, zumal sie bei den niedriger stehenden Familien besser entwickelt sind als bei den höheren, bei welchen sie teilweise sogar schon verschwunden oder doch ihrer eigentlichen Funktion als Hautsinnesorgane verlustig gegangen sind.

Hierdurch werden wir im Gegenteil meiner Meinung nach gezwungen, in diesen Organen palingenetische Bildungen zu erblicken; ich betrachte es daher jetzt als meine Aufgabe, bei den Verwandten der Myriopoden die eventuellen Homologa nachzuweisen.

1. Insecta apterygota.

Bei den Collembolen machte zuerst LABOULBÈNE (1864) auf ein eigentümliches Organ der *Lipura maritima* aufmerksam, das, zwischen den Augen und den Antennen gelegen, von ihm »organ prostemmatique ou ante-oculaire« genannt wurde. TULLBERG (1872) fand dieses Organ bei andern Vertretern der Gattung und schlug — da die Augen fehlen können und dann die Lagebeziehung zu ihnen unkenntlich wird — den noch jetzt gebräuchlichen Namen »Postantennalorgan« vor. WILLEM (1897) endlich wies nach, daß diese Bildungen bei den meisten Collembolen vorhanden seien und meinte in ihnen ein Homologon der TÖMÖSVARYschen Gruben (namentlich der Lithobiiden) erblicken, zu dürfen.

Ich halte diese Ansicht für durchaus berechtigt, und glaube sie folgendermaßen beweisen zu können:

Erstens: ist die Lage bei beiden die gleiche; stets finden wir sie dicht hinter den Antennen, und wenn Augen vorhanden sind, vor diesen.

Zweitens: auch in der äußeren Morphologie herrscht Übereinstimmung: bei den Collembolen erscheint das Organ gleichfalls als eine Grube mit stark verdünnter Chitindecke, in deren Umgebung eigentümliche Komplikationen auftreten können. Von einer centralen Öffnung finde ich freilich niemals etwas erwähnt, es scheint mir also eher der Chilognathentypus (als, wie WILLEM meint, der Chilopodentypus) vorzuliegen.

Drittens: der nervöse Apparat besteht hier aus »Neuroepithelzellen«, die von einem, dem Ganglion supra-oesophageale entstammenden Nerven versorgt werden; dieser Nerv dürfte zweifellos dem TÖMÖSVARYschen gleichzusetzen sein.

Viertens: endlich sahen wir bei den Myriopoden, daß das Organ gerade bei den höchststehenden Formen im Begriff ist, rudimentär zu werden oder überhaupt nicht mehr nachweisbar ist; etwas Ähnliches scheint auch hier vorzuliegen[1]: zwar betont BECKER (1903) seine große Variabilität, doch geht aus den Arbeiten BÖRNERS (1900/01) und ABSALONS (1900/01) hervor, daß diese Unbeständigkeit sich doch wohl nur auf die, besonders bei den Achorutiden vorhandenen, die Grube umgebenden Tuberkel erstreckt, deren Anzahl nicht nur bei verschiedenen Gattungen und Arten eine wechselnde ist, sondern auch bei den Vertretern derselben Species in ziemlich weiten Grenzen schwankt (z. B. bei *Stenaphorura japygiformis* Absln. zwischen 80 und 100). Diese Familie aber wird von allen Systematikern als die niederste angesehen. — Unter den Entomobryiden dagegen ist das Organ überhaupt nur bei den Isotominae und Anurophorinae zu erkennen und zwar nach BÖRNER (1901) als eine einfache, von einer Chitinleiste umgrenzte Grube. — Bei den Sminthuriden endlich, wohl der höchstentwickelten Familie, tritt das Organ derart zurück, daß es oft gar nicht mehr aufgefunden wurde.

Hiernach dürfte es wohl als erwiesen gelten, daß es sich in der Tat bei den TÖMÖSVARYschen Organen der Myriopoden und den Postantennalorganen der Collembolen um homologe Hautsinnesorgane handelt, die wir somit wohl als eine Eigentümlichkeit bereits der Ur-Atelocerata ansehen können.

2. Insecta pterygota.

Nach dem bisher Gesagten wird es wahrscheinlich, daß wir bei den höheren Insekten nicht darauf rechnen können, voll entwickelte homologe Gebilde zu finden, doch dürfen wir wohl erwarten, Andeutungen von solchen während der Ontogenese wenigstens einiger Gruppen anzutreffen.

Nun macht sich, wie HEYMONS (1895) gezeigt hat, während der ersten Stadien der Gehirnentwicklung bei Orthopteren, Dermapteren und Hymenopteren am lateralen Rand des zweiten Hirnlobus (Lobus frontalis) eine sog. interganglionäre Verdickung bemerkbar, die schließlich zerfällt und deren Bedeutung lange unklar blieb. Neuerdings meint nun HEYMONS (1901) in ihr »einen Rest des TÖMÖSVARYschen Organs« erblicken zu können.

Andre Homologa sind bisher bei den Pterygoten nicht nachgewiesen worden, doch sei es mir hier gestattet, auf ein kürzlich von Holmgren (1904) auf dem Kopfe der *Chironomus*-Larve entdeckte eigentümliche Bildung aufmerksam zu machen: Dieses (paarige) »Frontalorgan« besteht in der Hauptsache aus einer rundlichen Scheibe mit einer centralen Vertiefung, in welcher ein sphärischer Chitinkörper eingesenkt ist; das dicht unter der Chitindecke der Grube gelegene Sinnesepithel besitzt konische Form und wird gebildet von »bipolaren Ganglienzellen«, die in unmittelbarer Verbindung mit Nervenfasern stehen. Die Innervation geschieht durch einen kräftigen Nerv, der sich mit dem Opticus vereint.

---

[1] Eingehendere vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen, besonders mittels der Schnittmethode, mögen vielleicht bei der Kleinheit der Objekte schwierig sein, wären aber in Anbetracht der Wichtigkeit der Postantennalorgane sehr erwünscht; mir selbst waren sie vorläufig aus Mangel an Material nicht möglich.

Wir haben oben gesehen, daß der Nervus Tömösvaryi oft, namentlich gehirnwärts, sehr schwer vom Sehnerven zu trennen ist und infolgedessen bisweilen (Hamann, l. c., Kutorga, l. c.) als ein Ast des letzteren angesprochen wurde; das gleiche könnte bei der *Chironomus*-Larve der Fall sein. Daß es sich bei diesem »Frontalorgan« nicht um ein normal entwickeltes Punktauge handelt, gibt Holmgren selbst zu; er vertritt aber die Auffassung, »daß es ein reduziertes Punktauge sei, welches im früheren Larvenleben funktioniert hat«. Nun wissen wir aber durch Carrière (1885), daß die regressive Metamorphose der im Schwinden begriffenen Larvenaugen eine ganz andre ist!

Ich bin, wie ich ausdrücklich hervorheben will, weit entfernt von der Ansicht, daß hier zweifellose Homologa der Schläfengruben vorliegen; die Möglichkeit aber halte ich nicht für ausgeschlossen, doch müssen weitere Untersuchungen über diese Gebilde abgewartet werden.

3. Arachnoidea.

Bei ihnen ist bisher kein Organ bekannt geworden, das auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit zu den Tömösvaryschen in Beziehung gesetzt werden könnte.

4. Gigantostraca.

In einer seiner zahlreichen Arbeiten über *Limulus* (1893) äußert Patten die Anschauung, daß die Facettenaugen bei diesem den Schläfengruben der Myriopoden entsprächen. Dieser Homologisierungsversuch wird aber meines Erachtens durch gar keine tatsächlichen Befunde gestützt. Doch hatte derselbe Autor bereits früher (1889) an der Keimscheibe von *Limulus* zwei kleine Sinnesorgane abgebildet und beschrieben, die ziemlich weit vorn am Cephalothorax, noch vor den Extremitäten gelegen sind, und welche vielleicht hier eher in Betracht kämen als die Augen. — Neuerdings beschreibt auch Zograf (1904) für die Gigantostraken »Frontalorgan-Nerven«, die nach ihm denen der Crustaceen homolog sind.

5. Onychophora.

In meiner ersten Arbeit über das Tömösvarysche Organ (1904a) habe ich als vielleicht nicht ganz unbegründet die Hypothese von Korschelt-Heider (1892) erwähnt, nach welcher die sog. präantennalen Höcker der *Peripatus*-Embryonen mit den Schläfenorganen zu homologisieren seien. Heymons (1901) hat jedoch diese Gebilde als Extremitäten des ersten postoralen, mit dem Acron zum primären Kopfabschnitt verschmelzenden Metamers in Anspruch genommen. Die Befunde desselben Autors an Scolopender-Embryonen sprechen so sehr zugunsten dieser Auffassung, daß jener Homologisierungsversuch nunmehr als irrtümlich abgewiesen werden kann.

Daß wir nun jetzt bei den Onychophoren keine mit Tömösvaryschen Gruben in Verbindung zu bringenden Gebilde kennen, verliert an Bedeutung, wenn man bedenkt, daß *Peripatus* überhaupt kein »Protracheat« im eigentlichen Sinne ist, d. h. daß er keine oder nur sehr entfernte Beziehungen zu den Ateloceraten besitzt.

6. Crustacea.

Ebenfalls schon früher habe ich auf die frontalen Sinnesorgane der Krebse hingewiesen, die von Korschelt-Heider (l. c.) in den Kreis dieser Homologie gezogen werden. Wir finden diese Gebilde, deren erste Kenntnis wir Claus (1873) verdanken, vor allem bei den Entomostraken; die Malakostraken besitzen sie meist während der Metamorphose und in einigen wenigen Fällen — z. B. *Squilla mantis* und *Palinurus locusta* nach Berger (1878) — als Erwachsene. Neuerdings hat Zograf (1904) sie zum Gegenstand besonderen Studiums gemacht; seine Untersuchungen gipfeln darin, daß es uralte Organe sind, die schon den Urarthropoden eigentümlich waren und von diesen auf die Crustaceen und Gigantostraken vererbt wurden.

Charakteristisch für die Frontalorgane der Crustaceen scheint mir nun zu sein, daß sie vor den Antennen gelegene Ausstülpungen von faden-, zapfen- oder stäbchenförmiger Gestalt sind, während die Tömösvaryschen Organe sowie die Postantennalorgane der Collembolen (und das Frontalorgan der *Chironomus*-Larve) grubige Einsenkungen darstellen. Dies ließe sich vielleicht dadurch erklären, daß bei den Wasserbewohnern nach außen vorliegende Organe bei Landtieren nach innen versenkt sind (bei Arthropoden z. B. die Respirationsorgane der Ephemeriden, Perlarien und Libelluliden als Larven und Imagines); es wäre aber auch nicht unmöglich, daß hier bei den Crustaceen, wie Korschelt-Heider wollen, in der Tat ursprünglich ausgestülpte Gebilde, nämlich die primären Kopffühler der Anneliden, in Betracht kämen, bei den grubenförmigen Organen dagegen ebenso alte, aber ursprünglich grubige, und zwar die Flimmergruben der

7. Annelides.

Von *Polygordius* kann man wohl sagen, daß er den ursprünglichen Annelidentypus am reinsten bewahrt hat. Während der dritten Entwicklungsperiode nun finden nach Hatschek (1878) am Kopf der Trochophora zwei wichtige Neubildungen statt: in der Mitte der Scheitelplatte, jederseits der Mittellinie, entstehen als »warzenförmige Erhebungen« die Fühler, während zu beiden Seiten der Scheitelplatte »einfache Vertiefungen der etwas verdickten Hautschicht« auftreten, »welche mit kurzen, aber starken und äußerst beweglichen Flimmerhaaren versehen sind«. Diese Flimmergruben — die Berechtigung des Ausdrucks »Riechgruben« ist doch wohl nicht erwiesen — werden vom ausgebildeten Tier übernommen und finden sich bei den meisten Polychäten in ähnlicher Weise.

Eine monophyletische Abstammung der Arthropoden von den Anneliden wird heute wohl von keiner Seite mehr behauptet; es wäre also nicht undenkbar, daß verschiedene dem Gliederwurmstamm entsprechende Zweige verschiedene der ursprünglichen Kopfsinnesorgane ihrer Vorfahren bewahrt und weiter ausgebildet haben: die marinen Crustaceen und Gigantostraken die Fühler, die terrestrischen Myriopoden und Hexapoden die Flimmergruben!

Beweisen läßt sich eine solche Hypothese kaum; das Fehlen der flimmernden Haare bei den Tömösvaryschen und postantennalen Organen würde jedenfalls nicht gegen sie sprechen, da Flimmerepithel überhaupt bei den Arthropoden weder im erwachsenen Zustand noch bei ontogenetischen Entwicklungsstadien vorkommen.

B. Funktion des Organs.

Die Heranziehung der verwandten Tiergruppen eröffnete uns, wie wir sahen, weite Perspektiven in bezug auf die phylogenetische Bedeutung der Schläfengruben; zum Verständnis ihrer Funktion würden derartige Vergleiche von geringerem Werte sein, doch will ich immerhin anführen, daß auch bei den andern Arthropodengruppen die nach den Befunden am Menschen gezogenen Analogieschlüsse eine große Verbreitung besitzen: so meint z. B. ABSALON (1901) in den Postantennalorganen der Collembolen Geruchsorgane sehen zu können, eine Ansicht, die von WILLEM (1897) und BÖRNER (1900/01) geteilt wird, obgleich doch charakteristische, in größerer Zahl an den verschiedenen Antennengliedern vorkommende Sinnesorgane viel besser für diese Funktion in Anspruch zu nehmen wären.

In dieser Beziehung unterscheidet sich die neue Arbeit ZOGRAFS (1904) vorteilhaft von denen andrer Autoren: er meint, daß die Frontalorgane der Crustaceen vielleicht Schwankungen in der Temperatur und im Sättigungsgrad des umgebenden Wassers wahrnehmen. Wird diese Hypothese auch nicht bewiesen, so deutet sie doch — und das ist, wie ich glaube, ihr Verdienst — einen Weg an, auf welchem wir zum Verständnis der Funktion dieser (und ähnlicher) Organe gelangen können.

Doch beschränken wir uns hier auf die Aufgaben, welche den TÖMÖSVARYschen Organen in der Bionomie der Myriopoden zufallen.

1. Theoretisches.

Ich habe schon früher (1904a) darauf aufmerksam gemacht, daß hier stets zwei Anschauungen wiederkehren, die ich kurz als Geruchstheorie und Gehörstheorie bezeichnete. Die erstere dürfte wohl jetzt als erledigt gelten können, nachdem ich (1904b) nachgewiesen, daß die Antennen, und diese allein, Geruchswahrnehmungen percipieren. Die Gehörstheorie hat jedoch noch manche Anhänger, z. B. VERHOEFF (1902); ich will daher auf sie etwas näher eingehen.

Zunächst sei bemerkt, daß meine diesbezüglichen Experimente vollständig negative Resultate ergaben. Ich muß gestehen, daß ich dies erwartet hatte, denn folgende einfache Überlegung scheint mir a priori gegen diese Theorie zu sprechen: Gehörorgane haben überhaupt nur den Zweck, entweder das Nahen von artfremden Tieren (Feinden oder Beute) oder das Nahen von artgleichen Tieren (des andern Geschlechts) wahrnehmen zu lassen; sollten die Schläfengruben in der Tat Gehörorgane sein, so dürften wir entweder erwarten, bei den andern Ateloceraten, also den Hexapoden, die doch mit den Chilopoden so nahe verwandt sind und in ihrer Öcologie so viele Züge mit ihnen gemeinsam haben, entsprechende Organe zu finden: sie besitzen aber im Gegenteil nur cänogenetische Bildungen (chordotonale und tympanale Organe) — oder aber, und dies gilt für den zweiten Fall, für welchen Gehörorgane nötig sind, es müßte wenigstens eines der beiden Geschlechter bei den Myriopoden auch immer Stridulationsorgane aufweisen; solche sind aber bisher nicht bekannt geworden (eine seltene Ausnahme bildet *Sphaerotherium* ♂ nach Bourne (1886).

Ich glaube somit, daß, wie schon das Experiment, so auch die Spekulation gegen die Gehörstheorie sprechen.

2. Hypothetisches.

Die Befunde an Polydesmiden, Glomeridesmiden und blinden Lithobiiden könnten vielleicht für die Behauptung in Anspruch genommen werden, daß die Tömösvaryschen Organe gleichsam vikariierend für die Augen auftreten; wir haben aber anderseits gesehen, daß die blinde *Typhloglomeris* von allen Glomeriden das kleinste Organ besitzt (vgl. Tabelle S. 582), und ferner, daß die Schläfengruben auch bei den gutsehenden Formen in vollkommenster Ausbildung vorhanden sind; als Beispiel hierfür nenne ich nur die Lysiopetaliden und Scutigeriden, die beide mit für Myriopoden als vorzüglich zu bezeichnenden Augen begabt sind.

Meine Experimente über die Funktion der Tömösvaryschen Organe haben leider bisher keine positiven Resultate gehabt; doch betonte ich schon oben, daß die Ascospermophoren, deren Organ uns den kompliziertesten Bau zeigte, auch die empfindlichsten sind gegen die kleinsten Veränderungen in den physikalischen Verhältnissen des Erdreichs und der Luft; vielleicht lassen sich diese beiden Tatsachen miteinander in Beziehung setzen!

Es war dies bereits die Anschauung Tömösvarys, und ich schließe mit seinen Worten (1882) als desjenigen, dessen Namen die Organe noch heute tragen:

> »Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie vielleicht zur Empfindung der physikalischen Veränderungen, wie zum Beispiel der Wärme, des Luftdruckes, der atmosphärischen Elektrizität, oder des atmosphärischen Wasserdampfgehaltes dienen; denn die Existenz dieser Tiere hängt immer von gewissen physikalischen Umständen ab, und die räumliche und zeitliche Auswahl dieser Umstände bildet eben die Hauptaufgabe dieser Sinnesorgane.«

Rostock, im April 1905.

Literaturnachweis.

Absalon, 1900/01. Verschiedene Aufsätze. Zool. Anz. Bd. XXIII u. XXIV.

—— 1901. Über einige teils neue Collembolen a. d. Höhlen Frankreichs. Zool. Anz. Bd. XXIV.

Attems, 1899/1900. System der Polydesmiden. Denkschrift math.-naturw. Klasse Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXVII/LXVIII.

—— 1903. Synopsis der Geophiliden. Zool. Jahrb. Abtlg. für Syst. Bd. XVIII.

Becker, 1903. Zur vergleichenden Anatomie der Kopfdrüsen bei den Collembolen. Mitt. Kaiserl. Ges. Freunde d. Naturk. Bd. XCVIII. Russisch. (Nach dem ausführl. Referat Adelungs. Zool. Centralbl. XI.)

Berger, 1878. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeit. a. d. zoolog. Inst. Wien. Bd. I.

Berlese, 1886 Julidi del Museo di Firenze. Bollet. Soc. Entomol. ital.

Bode, 1878. Polyxenus lagurus de Geer. Inaug-Diss. Halle.

Bollmann, 1893. The Myriopods of North-America. Washington, Bull. Nat. Sc. Mus. Smithsonian Institution.

Börner, 1900/01. Verschiedene Aufsätze. Zool. Anz. Bd. XXIII u. XXIV.

—— 1901. Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Bremen. Abhandl. naturw. Vereins Bremen. Bd. XVII.

Bourne 1886. On the anatomy of Sphaerotherium. Linnaean Soc. Journ. Zool. Bd. XIX.

Brandt, 1840. Recueil des Mém. d'Insectes Myriapodes. Pétersb.

Brölemann, 1898. Voyage de M. E. Simon en Vénézuéla. Myriopodes Ann. Soc. Entom. de France. Bd. LXVII.

Carrière, 1885. Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.

Claus, 1873. Zur Kenntnis des Baues und der Entw. von Branchipus stagnalis u. Apus cancriformis. Abhdl. k. Ges. d. Wiss. Götting. Bd. XVIII.

Cook and Collins, 1893. The Craspedosomatidae of North America. Ann. New York Acad. of Sc. Bd. IX. (Zitiert nach Attems.)

Gervais, 1847. Hist. nat. des insectes aptères par Walkenaer. Bd. IV.

Haase, 1880. Schlesiens Chilopoden I. Inaug.-Diss. Breslau.

—— 1881. Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Chilopoden. Ztschrft. f. Entomol. Breslau N. F. Bd. VI.

—— 1884. Schlundgerüst und Maxillarorgan von Scutigera. Zoolog. Beiträge (von A. Schneider). Bd. I.

—— 1885. Schlesiens Symphylen und Pauropoden. Ztschrft. f. Entomol. Breslau N. F. Bd. X.

—— 1886/87. Die indisch-australischen Myriopoden. I. Chilopoden. Abhandl. u. Ber. kön. Zool. Museum Dresden Nr 5.

Hamann, 1896. Europäische Höhlenfauna.

Hatschek, 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. zool. Institut Wien. Bd. I.

Heathcote, 1885. On a peculiar sense organ in Scutigera coleoptrata. Quart. Journ. Microsc. Sc. Bd. XXV.

Heller, 1857. Beitr. zur österreichischen Grottenfauna. Sitzber. k. Akad. d. Wiss. Wien math.-naturw. Klasse. Bd. XXVI.

HENNINGS, 1900. Die Microtom-Technik des Chitins. Zeitschrft. f. wissensch Mikroskopie. Bd. XVII.

—— 1904a. Das TÖMÖSVARYsche Organ der Myriopoden I. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVI.

—— 1904b. Zur Biologie der Myriopoden II. Biologisches Centralbl. Bd. XXIV.

HEYMONS, 1895. Die Embryonal-Entw. der Dermapteren u. Orthopteren. Jena.

—— 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Hft. 33.

HOLMGREN, 1904. Zur Morphologie d. Insektenkopfes I. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVI.

HUMBERT, 1893. Myriapodes des environs de Genève. Oeuvre posthume coll. et publ. par H. DE SAUSSURE. Mém. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. Bd. XXXII.

KORSCHELT-HEIDER 1892. Lehrbuch d. vergleich. Entwicklungsgesch. der Wirbellosen. Spec. Teil, Hft. 2.

KRAWKOFF, 1893. Über verschiedenartige Chitine. Zeitschrft. f. Biologie (2) Bd. XIX.

KUTORGA, 1834. Scolopendrae morsitantis anatome. Petropol.

LABOULBÈNE, 1864. Recherches sur Anurida maritima. Annal. Soc. entomol. de France (IV) Bd. IV.

LATREILLE, 1825. Familles naturelles du Règne animal par CUVIER. Paris.

LATZEL, 1880/84. Die Myriopoden der österreich.-ungar. Monarchie I u. II. Wien.

LUBBOCK, 1873. Monograph of the Collembola a. Thysanura. London. (Ray-Soc.)

MEINERT, 1868. Denmarks Scolopendrer og Lithobier. Naturhist. Tidskr. 3. Reihe Bd. V.

NĚMEC, 1895. O nových českých diplopodech. Věstn. král české spoečn nauck. Třida math.-přirod. XXXVIII. Prag.

NEWPORT, 1843. On the struct., relat., a. developm. of the Nerv. a. circulat. Systems . . . . in Myriapoda a. macrourous Arachnida Philos. Transact.

PATTEN, 1889. Segmental Sense organs of Arthropoda. Journ. of Morphol. Bd. II. (Zitiert nach KORSCHELT-HEIDER.)

—— 1893. On the Morphol. a. Physiol. of the brain a. sense organs of Limulus. Qu. Journ. Micr. Sc. (II) Bd. XXXV.

POCOCK, 1887. On the classification of the Diplopoda. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. (V) Bd. XX.

—— 1893. On the classification of the tracheate Arthropods. Zoolog. Anz. Bd. XVI.

—— 1894. Chil. Symphyla, a. Dipl. from the Malay Archipelago. Zool. Ergebn. e. Reise n. Niederländ. Ostindien. Herausgeg. von M. WEBER. Hft. 3.

—— 1902. A new a. annectant type of Chilopod. Qu. Journ. Micr. Sc. (II). Bd. XLV.

SAINT-RÉMY, 1899. Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthrop. trachéates. Arch. Zool. expér. et géner. II S. Bd. V. Suppl. (1887-90).

SCHMIDT, 1895. Beitrag zur Kenntnis der niederen Myriopoden. Diese Zeitschrift. Bd. LIX.

SILVESTRI, 1895. Chilopodi e Diplopodi della Papuasia. Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova (2) Bd. XIV.

—— 1903. Classis Diplopoda. Vol. I. Acari, Myriapodi et Scorpiones hucusque in Italia reperta Suppl. VII.

Stuxberg, 1877. Myriopoda från Sibirien og Waigatsch ön. Overs. af Kgl. Akad. Foerhdlgr. Stockholm Bd. XXXIII.

Tömösvary, 1882/83. Eigentümliche Sinnesorgane der Myriopoden. Math.-Naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. I.

Tullberg, 1872. Sveriges Podurider. Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handling. Bd. X.

Verhoeff, 1894. Beiträge zur Diplopodenfauna Tirols. Verhandl. Zoolog.-Botan. Ges. Wien.

—— 1899a. Beiträge zur Kenntnis paläarct. Myr. VIII. Aufsatz: Zur vergl. Morphol., Phylog., Gruppen- u. Art-System. der Chordeumiden. Archiv f. Naturg. 65. Jahrg. Bd. I.

—— 1899b. Beiträge . . . . XI. Aufsatz: Neue und wenig bekannte Lithobiiden. Verhandl. Zoolog.-Botan. Ges. Wien.

—— 1900a. Beiträge . . . . X. Aufsatz: Zur vergleich. Morphol., Phylog Gruppen- u. Art-Syst. d. Lysiopetaliden. Zoolog. Jahrb. Abtlg. f. System. Bd. XIII.

—— 1900b. Beiträge . . . . XIII. Aufsatz: Zur vergleich. Morphol. Phylog., Gruppen- u. Art-Syst. d. Ascospermophoren. Arch. f. Naturg. 66. Jahrg. Bd. I.

—— 1901. Über die Coxalsäcke der Dipl., u. der phylogenet. Bedeutung der Colobognath. Zool. Anz. Bd. XXIV.

—— 1902. Myriopoda (Chilopoda) Bronns Klass. und Ordnung. des Tierreichs. Bd. V. Abt. 2.

—— 1904. Mitteilung über die Gliedmaßen der Gattung Scutigera. Sitzb. Ges. naturforschender Freunde Berlin. Nr. 9.

Vogt-Yung, 1889/94. Lehrbuch der prakt. vergleich. Anatomie. Bd. II.

Willem, 1892. L'organe de Tömösvary de Lithobius forficatus. Ann. Soc. malacozoól. de Belg. Bd. XXVII.

—— 1897. Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. Ann. Soc. Entomol. de Belg. Bd. XLI.

Zograf, 1904. Das unpaare Auge, das Frontalorgan u. das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXI und XXXII.

Fig. 1. *Gervaisia costata.* Kopf von oben. × 50.
Fig. 2. *Glomeridesmus porcellus.* Kopf von rechts. × 28.
Fig. 3. *Sphaeropoeus sulcicollis.* Kopf von vorn. × 6.
Fig. 4. *Sphaeropoeus sulcicollis.* Organ im Querschnitt. × 240.
Fig. 5. *Sphaeropoeus sulcicollis.* Organ im Längsschnitt. × 200.
Fig. 6. *Lysiopetalum carinatum.* Kopf von links. × 15.
Fig. 7. *Lysiopetalum carinatum.* Organ im Längsschnitt. × 265.
Fig. 8. *Lysiopetalum carinatum.* Organ im schiefen Querschnitt. × 300.
Fig. 9. *Eurydesmus laxus.* Kopf von rechts. × 10.
Fig. 10. *Eurydesmus laxus.* Herausgeschnittenes Stück der rechten Kopfoberfläche mit dem Organ. (Kalilauge.) × 70.

Fig. 11. *Eurydesmus laxus.* Organ im Querschnitt. × 90.

Fig. 12. *Craspedosoma Rawlinsii.* Kopf von links. × 40.

Fig. 13. *Craspedosoma Rawlinsii.* Organ im Längsschnitt. × 585.

Fig. 14. *Craspedosoma Rawlinsii.* Organ im Querschnitt. × 1000.

Fig. 15. *Verhoeffia illyricum.* Chitingebilde des Organs im Längsschnitt (jugendliches Exemplar). × 1000.

Fig. 16. *Chordeuma silvestre.* Chitingebilde des Organs im Längsschnitt. × 900.

Fig. 17. *Lithobius forficatus.* Kopf von links. × 30.

Fig. 18. *Lithobius forficatus.* Organ stärker vergrößert. × 400.

Fig. 19. *Lithobius forficatus.* Organ im Längsschnitt. × 420.

Fig. 20. *Lithobius Matulicii.* Teil des Kopfes nebst Organ von der Ventralseite. × 33.

Fig. 21. *Lithobius forficatus.* Ein Stadium der Anamorphose. Transversalschnitt durch den Kopf. × 198.

Fig. 22. *Scutigera coleoptrata.* Kopf von links. × 20.

Fig. 23. *Scutigera coleoptrata.* Stück der Kopfoberfläche aus der linken Seite herausgeschnitten. × 267.

Fig. 24. Polydesmiden-Gehirn von oben (nach *Ortomorpha coarctata.* × 35).

Fig. 25. Polydesmiden-Gehirn von hinten (nach *Polydesmus collaris.* × 25).

Fig. 26. Lysiopetaliden-Gehirn von oben (nach *Lysiopetalum carinatum.* × 25).

Fig. 27. Lysiopetaliden-Gehirn von hinten (nach demselben. × 30).

Fig. 28. Chilopoden-Gehirn von oben (nach *Scolopendra subspinipes.* × 10).

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 2.

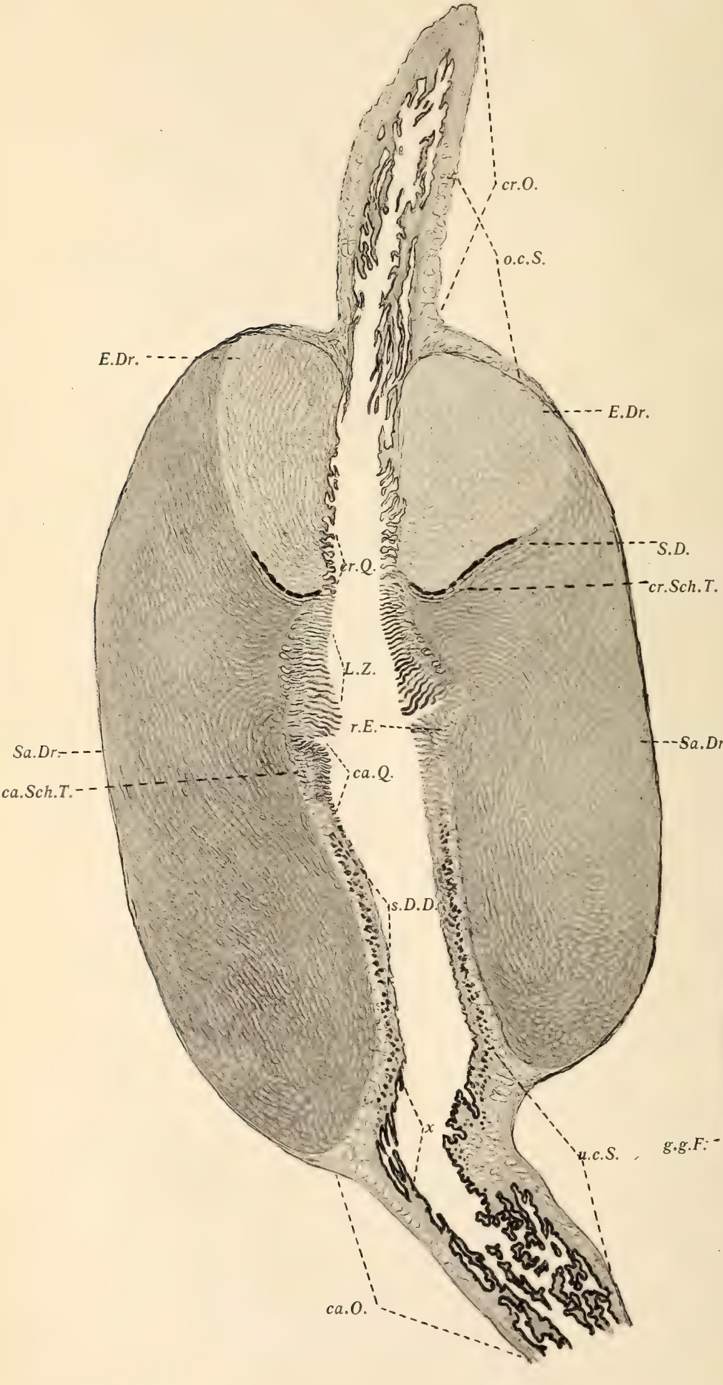

cr.O.
o.c.S.
E.Dr.
E.Dr.
S.D.
cr.Sch.T.
cr.Q.
L.Z.
r.E.
Sa.Dr.
Sa.Dr.
ca.Sch.T.
ca.Q.
s.D.D.
x
u.c.S.
ca.O.

Fig. 1.

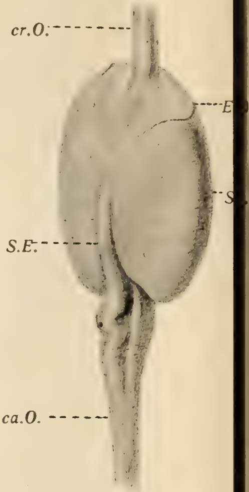
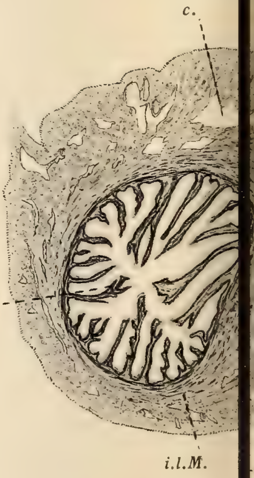

cr.O.
E
S
S.E.
ca.O.

Fig. 3



Cizek gez.

Verlag von Wilh

Fig. 4.

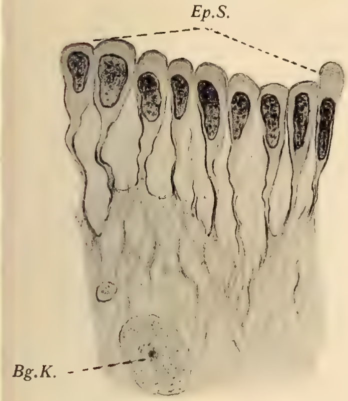


Fig. 5.

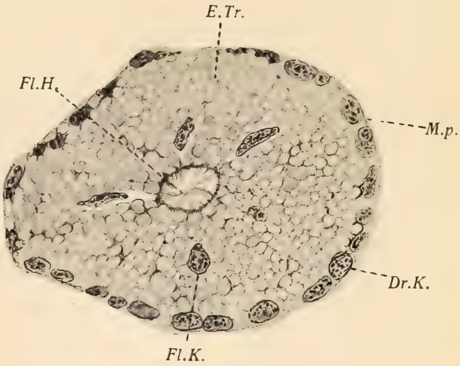

E.Tr.
Fl.H.
M.p.
Dr.K.
Fl.K.

Fig. 6.

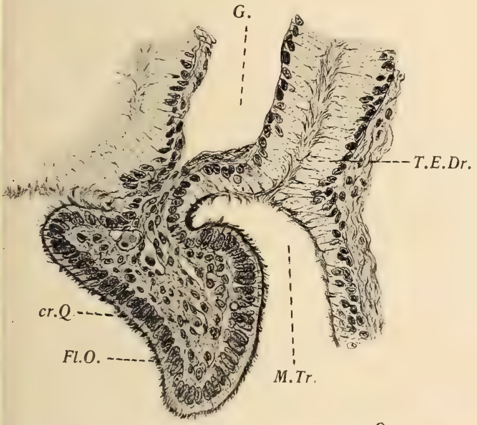

G.
T.E.Dr.
cr.Q.
Fl.O.
M.Tr.

Fig. 7.

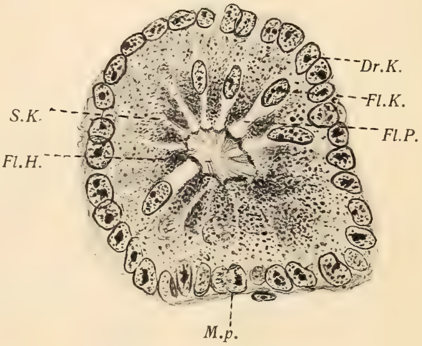
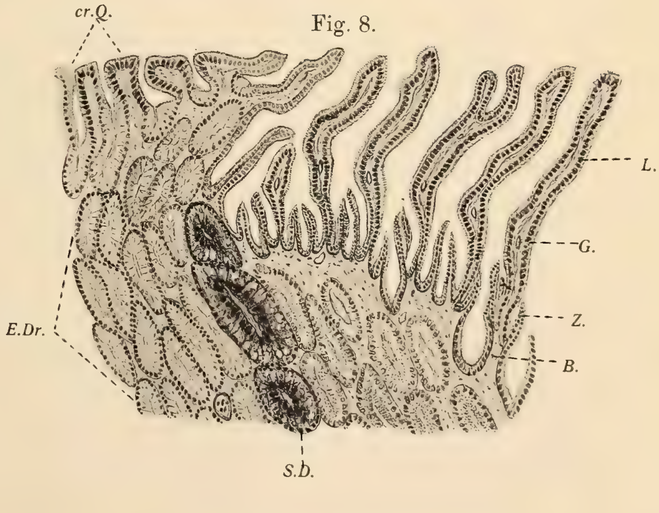

Dr.K.
Fl.K.
S.K.
Fl.P.
Fl.H.
M.p.

Fig. 8.


cr.Q.
L.
G.
Z.
E.Dr.
B.
S.b.

mann in Leipzig.

Fig. 2.

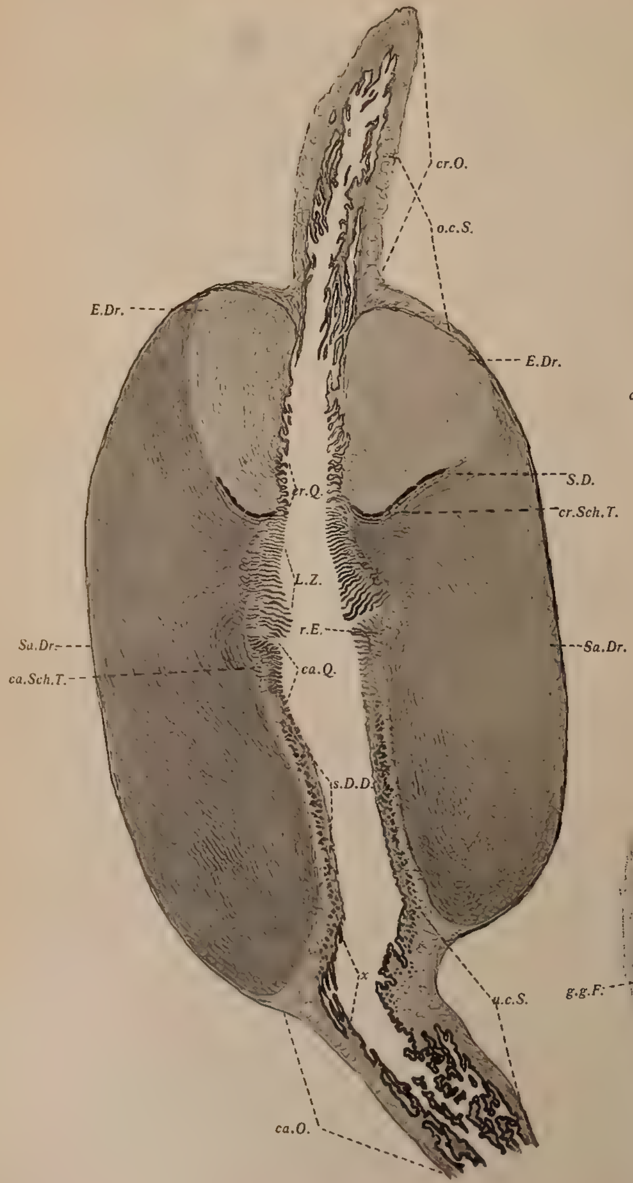

cr.O.
o.c.S.
E.Dr.
E.Dr.
S.D.
cr.Q.
cr.Sch.T.
L.Z.
r.E.
Sa.Dr.
Sa.Dr.
ca.Sch.T.
ca.Q.
s.D.D.
x
a.c.S.
ca.O.

Fig. 1.

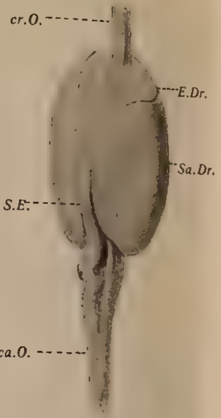

cr.O.
E.Dr.
Sa.Dr.
S.E.
ca.O.

Fig. 4.

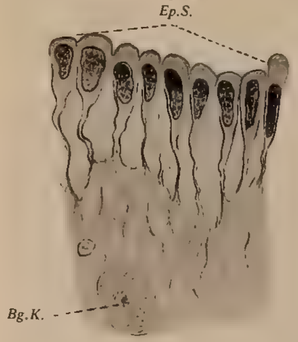


Fig. 5

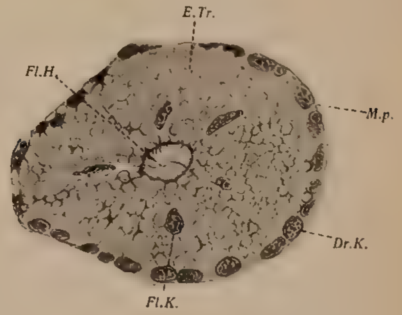

E.Tr.
Fl.H.
M.p.
Dr.K.
Fl.K.

Fig. 6.

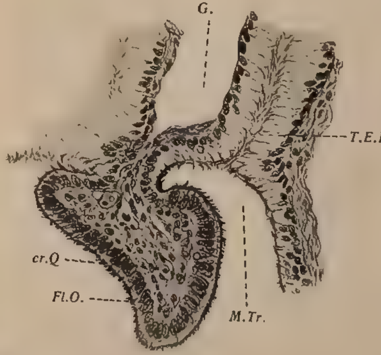

G.
T.E.Dr.
cr.Q
Fl.O.
M.Tr.

Fig. 7.

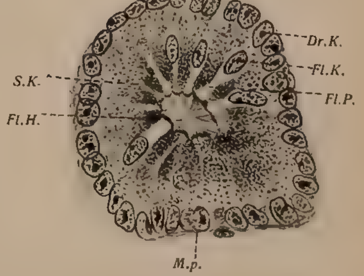

Dr.K.
Fl.K.
S.K.
Fl.P.
Fl.H.
M.p.

Fig. 3.

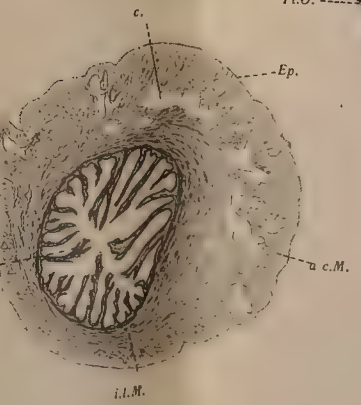
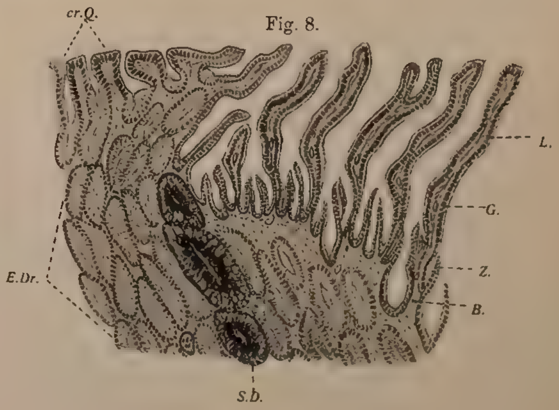

c.
Ep.
g.g.F.
a c.M.
i.l.M.

Fig. 8.


cr.Q.
L.
G.
Z.
E.Dr.
B.
S.b.

Cizek gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 9.

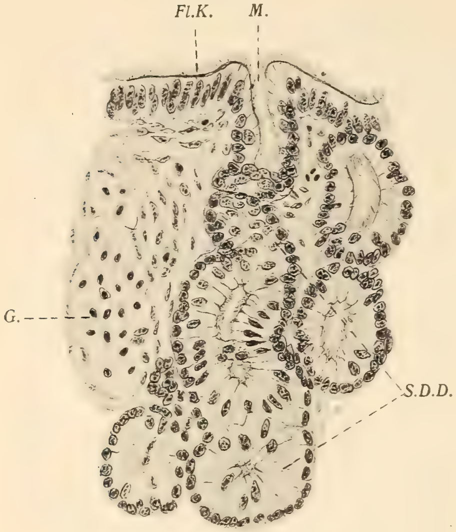


Fig. 12.

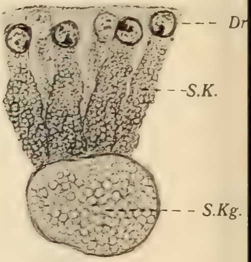


Fig. 13.

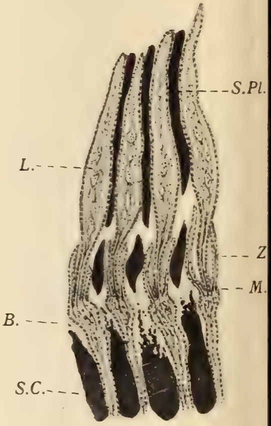


Fig. 10.

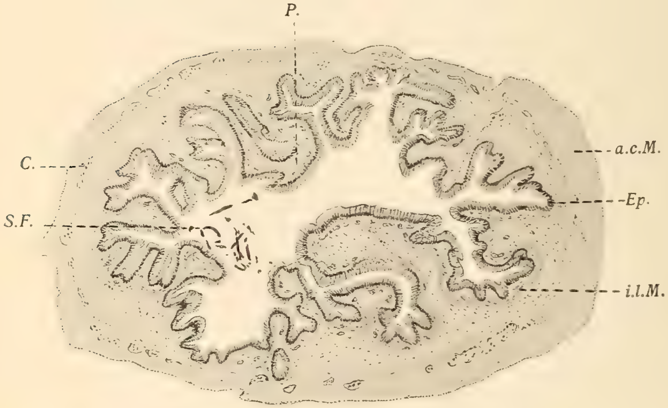

P.
C.
a.c.M.
Ep.
S.F.
i.l.M.

Fig. 11.

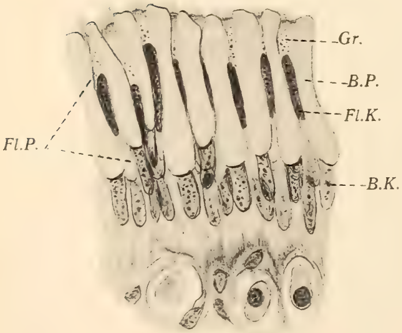

Gr.
B.P.
Fl.K.
Fl.P.
B.K.

Fig. 14.

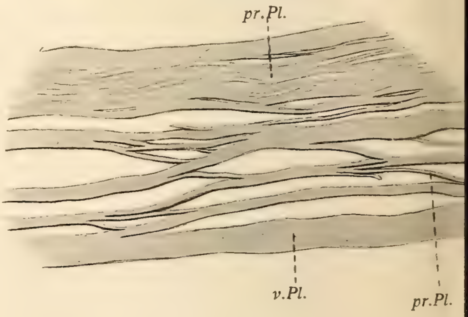

pr.Pl.
v.Pl.
pr.Pl.

Fig. 15.

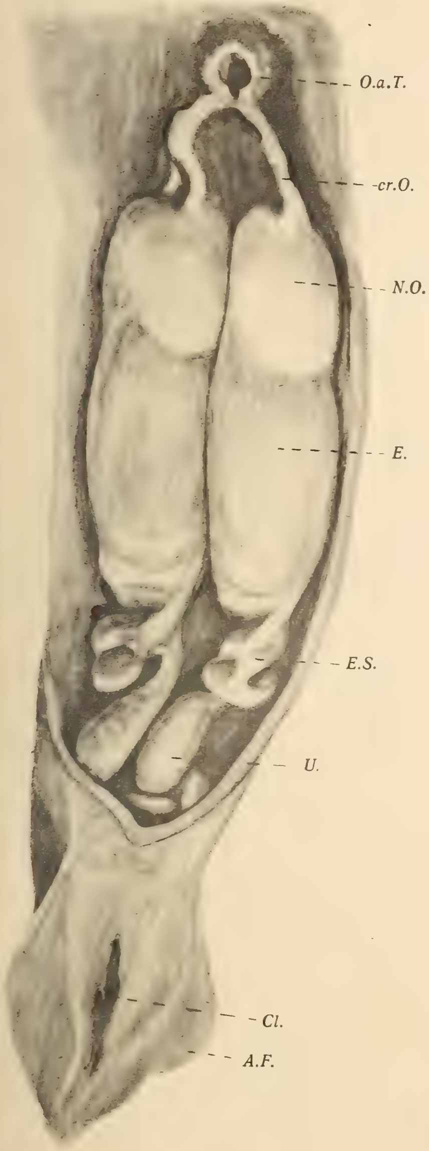

O.a.T.
cr.O.
N.O.
E.
E.S.
U.
Cl.
A.F.

Fig. 16.

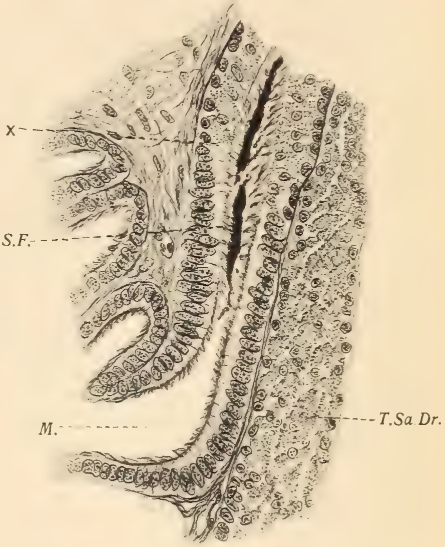
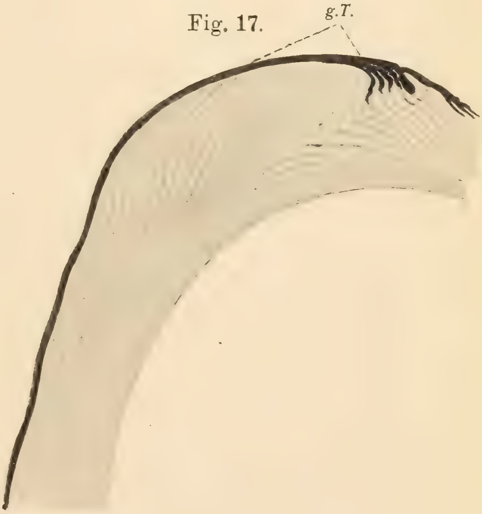


Fig. 17.



mann in Leipzig.

Fig. 9.

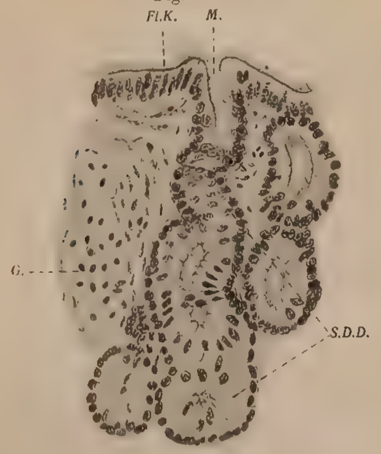


Fig. 12.

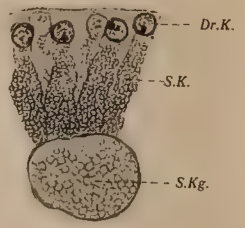


Fig. 15.

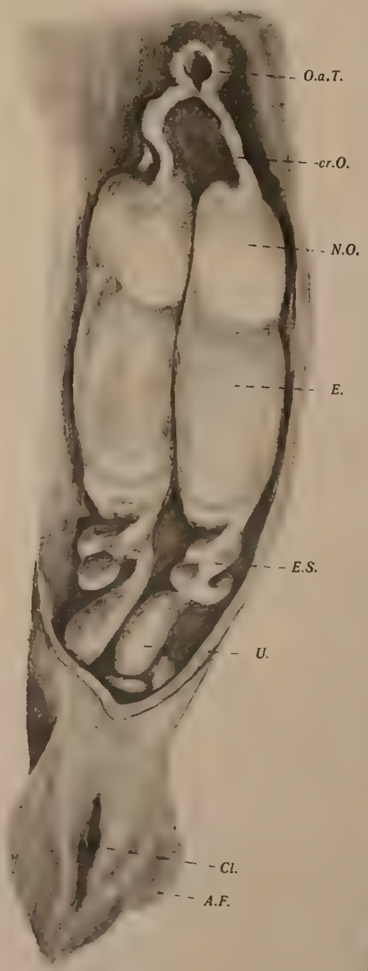

O.a.T.
cr.O.
N.O.
E.
E.S.
U.
Cl.
A.F.

Fig. 16.

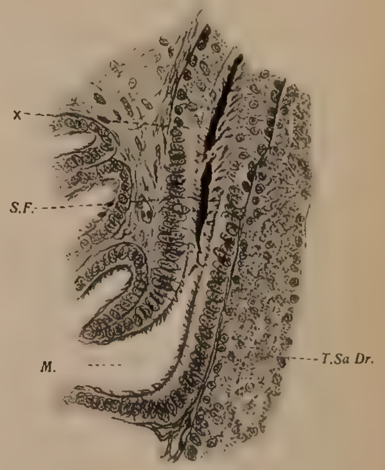


Fig. 10.

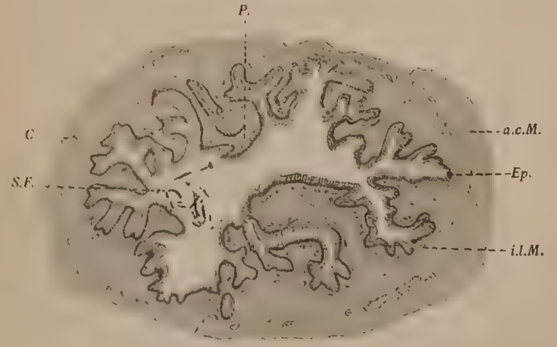

P.
C
a.c.M.
S.F.
Ep.
i.l.M.

Fig. 13.

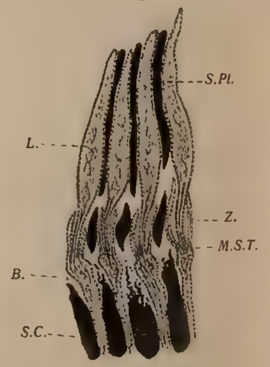

S.Pl.
L.
Z.
M.S.T.
B.
S.C.

Fig. 17.

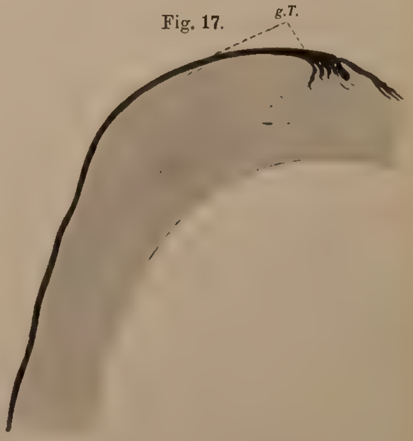


Fig 11.

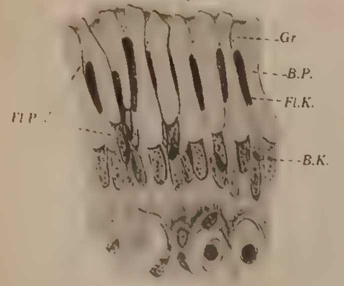
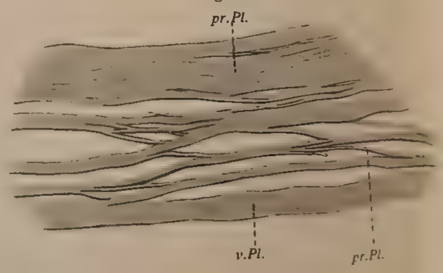

Gr
B.P.
Fl.K.
Fl.P.
B.K.

Fig. 14.


pr.Pl.
v.Pl.
pr.Pl.

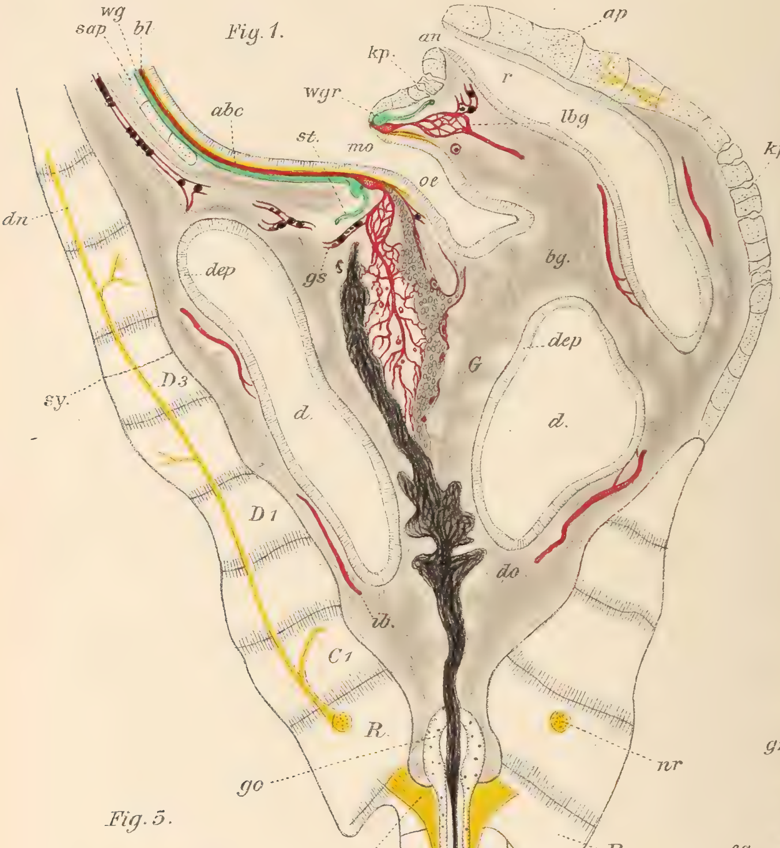


Fig. 1.
wg
sap
bl
an
ap
kp.
r
wgr
lbg
abc
st.
mo
oe
kp.
dn
gs
dep
bg.
dep
G
sy.
D3
d.
d.
D1
do
ib.
C1
R.
nr
go
co
B
a

Fig. 5.

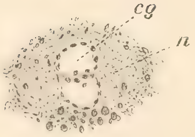


Fig. 9.

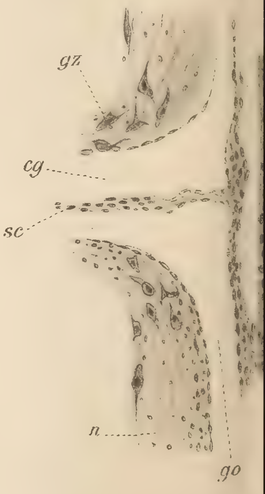


Fig. 10.

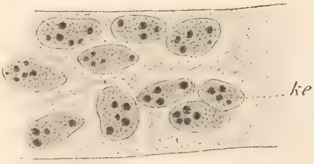


Fig. 11.

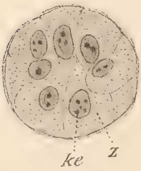
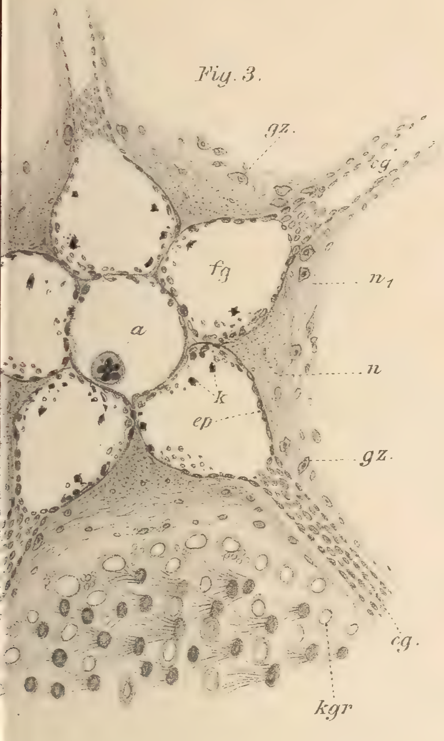


Fig. 3.


gz.
cg
fg
n_1
a
n
k
ep
gz.
cg.
kgr

a

Fig. 4.

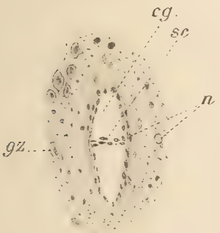


Fig. 8.

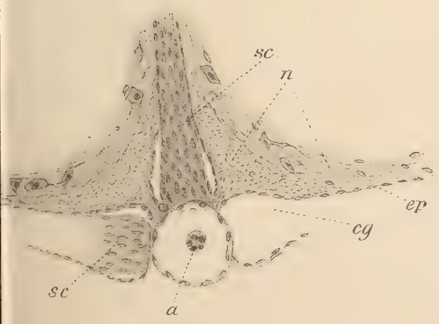

sc
n
ep
cg
sc
a

Fig. 6.

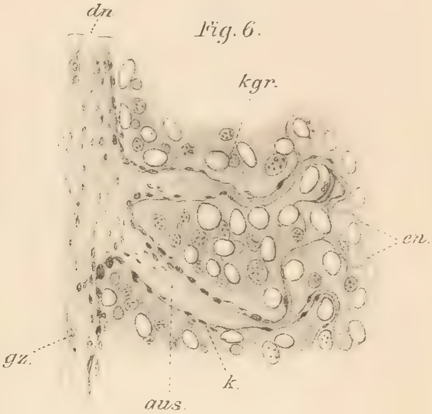
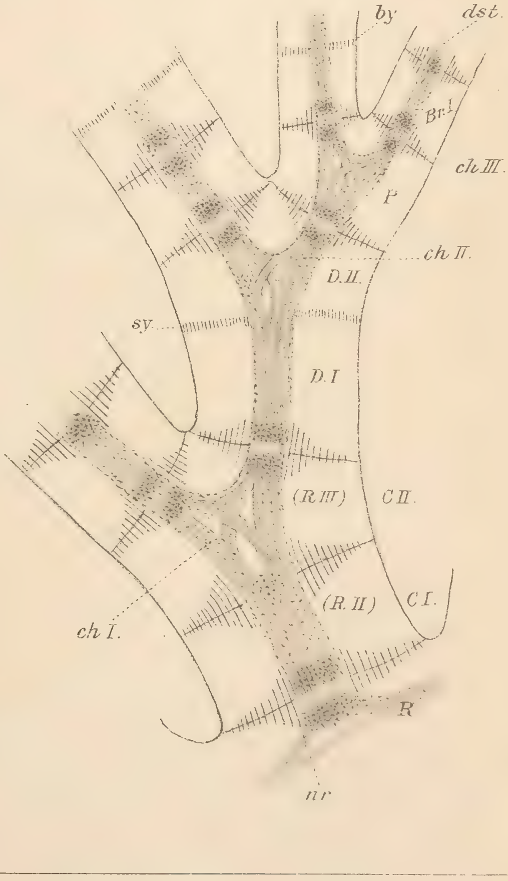

dn
kgr.
en.
gz.
aus.
k.

Fig. 2.


by
dst.
Br.1
ch III.
P
ch II.
D.II.
sy.
D.I
(R III)
C II.
(R.II)
C I.
ch I.
R
nr

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

ann in Leipzig.

Fig. 1.

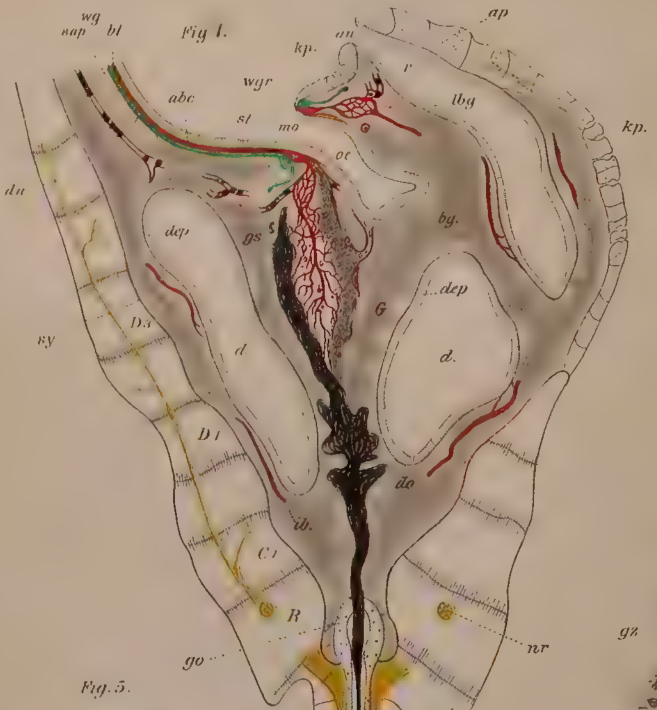

wg
sap
bl
kp.
au
ap
abc
wgr
r
lbg
kp.
st
mo
oc
du
dep
gs
s
bg.
G
dep
D3
sy
d
d.
D1
do
ib.
C1
R
nr
go
co
B
a

Fig. 3.

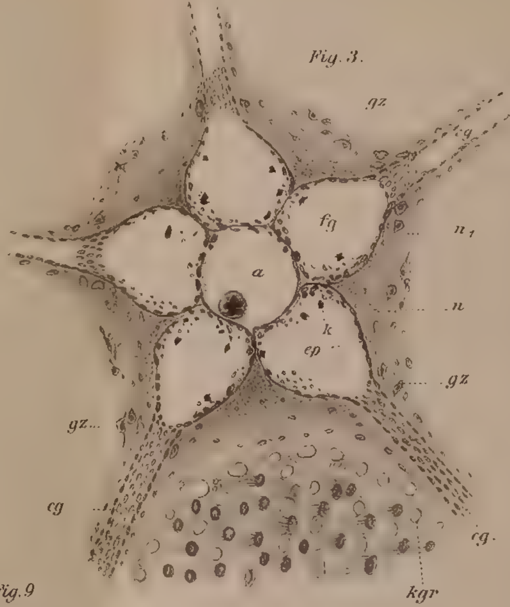

gz
fg
n1
a
n
k
ep
gz
gz
cg
cg.
kgr

Fig. 6.

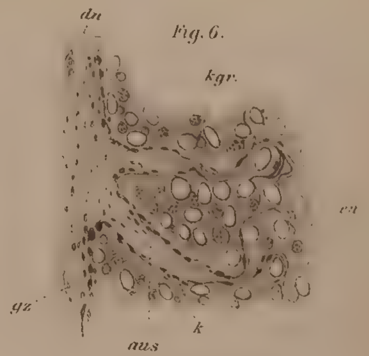

du
kgr.
ca
gz
k
aus

Fig. 2.

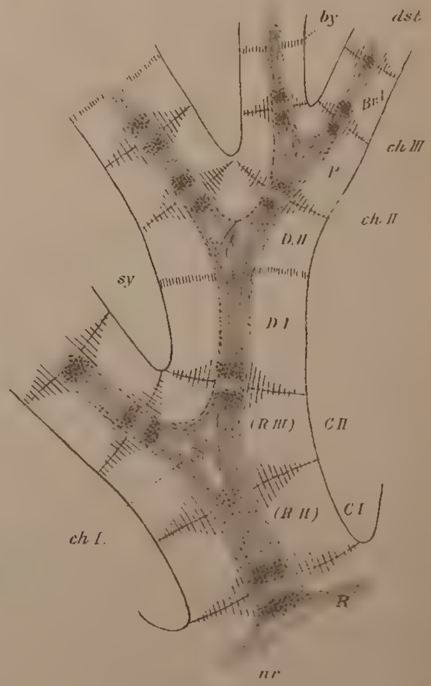

by
dst
Br1
ch III
P
ch. II
D. II
sy
D I
(R III)
C II
(R II)
C I
ch. I.
R
nr

Fig. 9

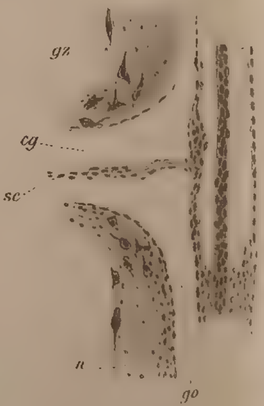

a
gz
cg
sc
n
go

Fig. 4.

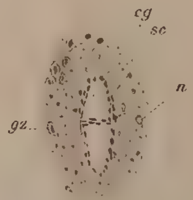


Fig. 5.

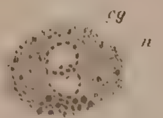


Fig. 10.

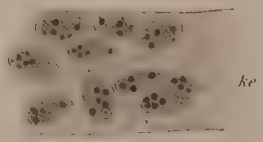


Fig. 11.

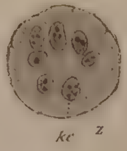


Fig. 8'.

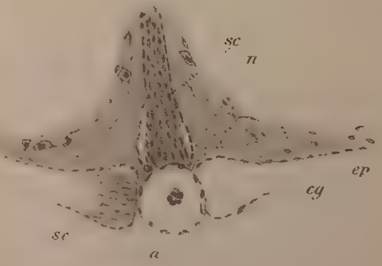

sc
n
ep
cg
sc
a

Fig. 7a.

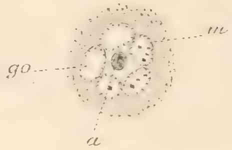


Fig. 7b.

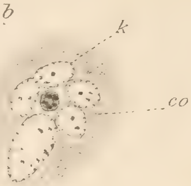


Fig. 7h.

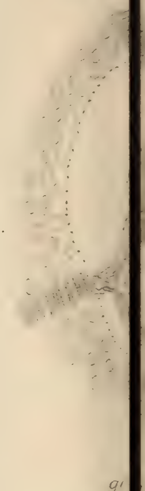


Fig. 7c.

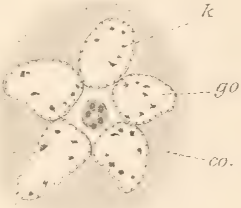


Fig. 7d.

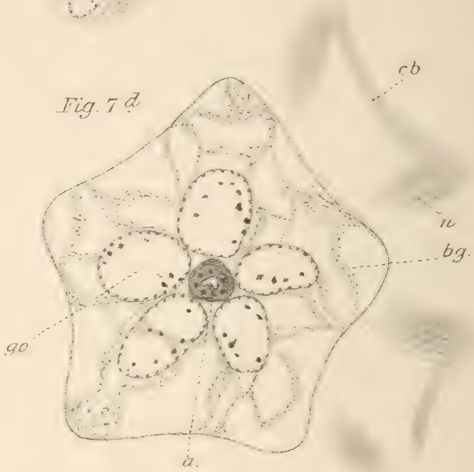


Fig. 13.

Fig. 7e.

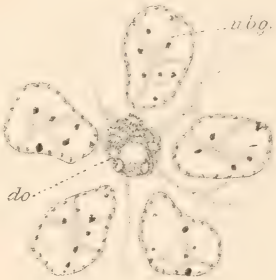


Fig. 7f.

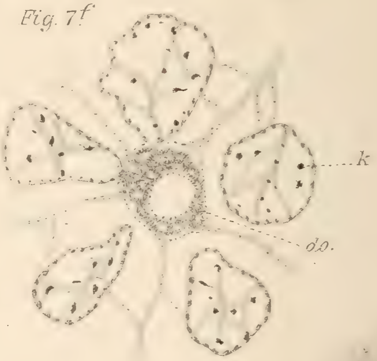
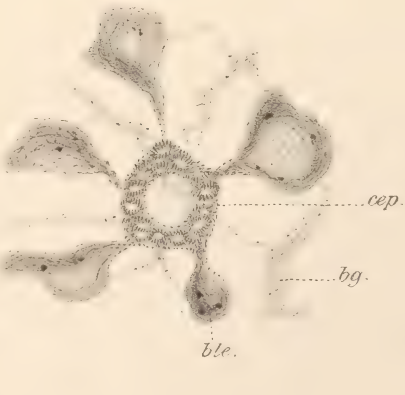


Fig. 7g.



Wilh

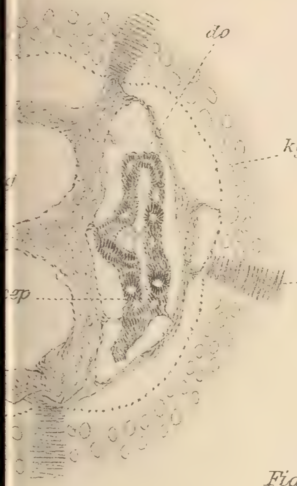


Fig. 18.

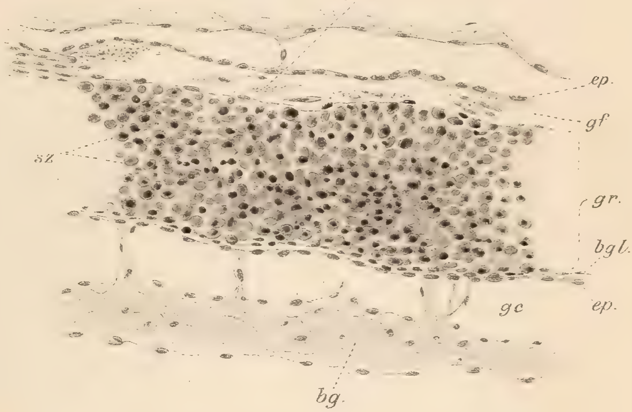
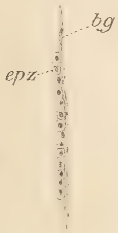

ger
ep.
gf
sz
gr.
bgl.
ep.
gc
bg.

Fig. 12a



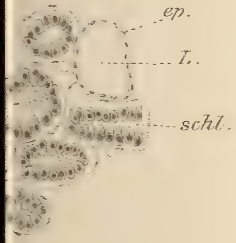


Fig. 14.

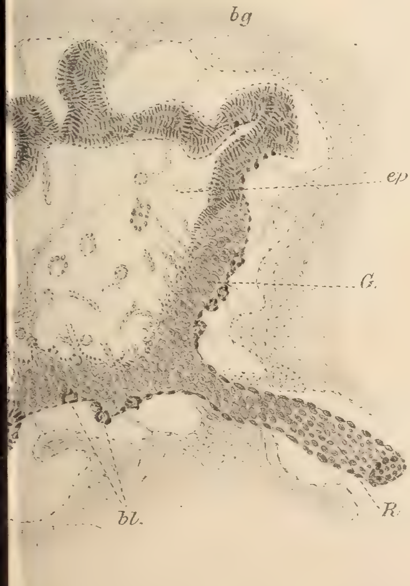


Fig. 15.

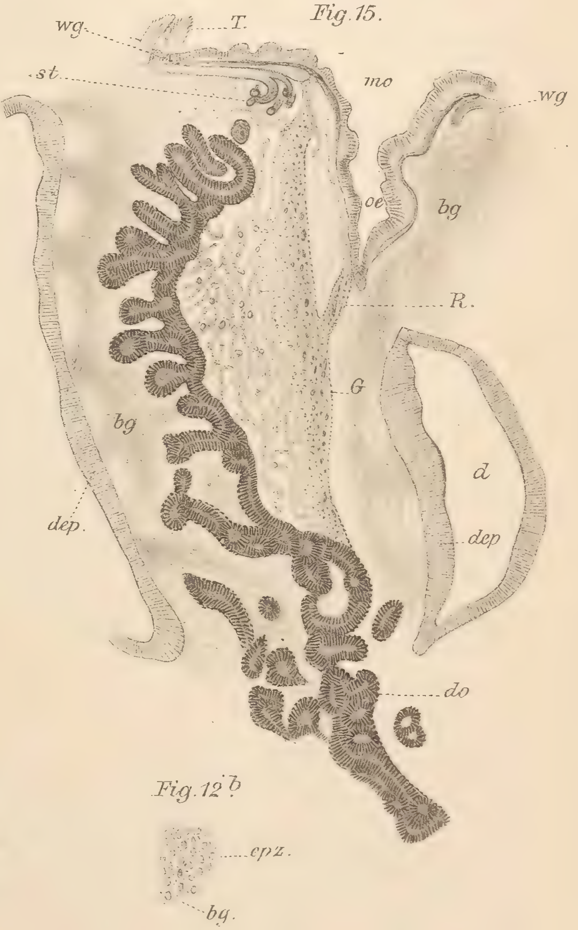
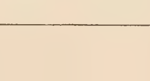

wg
T.
st
mo
wg
oe
bg
R.
G
bg
d
dep.
dep
do

Fig. 12b



ann in Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Fig. 7^{a}

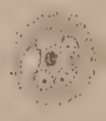


Fig. 7^{b}

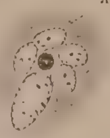


Fig. 7^{c}

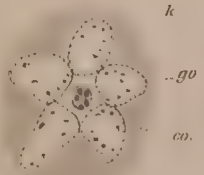


Fig. 7^{d}

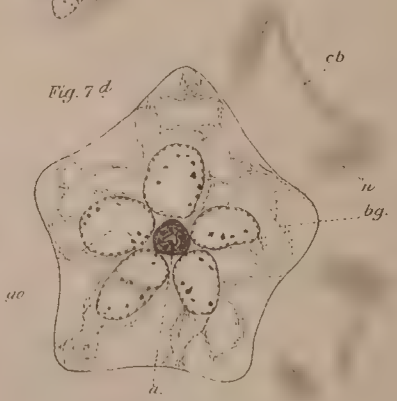


Fig. 7^{e}

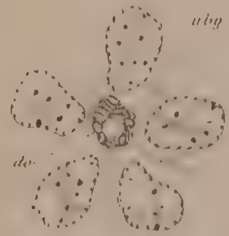


Fig. 7^{f}

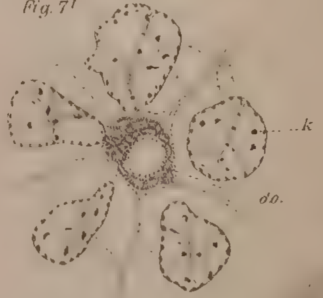


Fig. 7^{g}

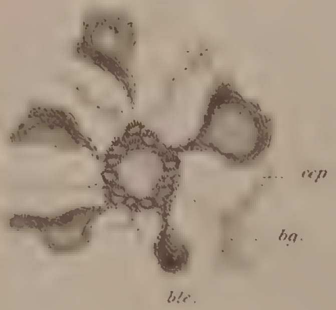


Fig. 7^{h}

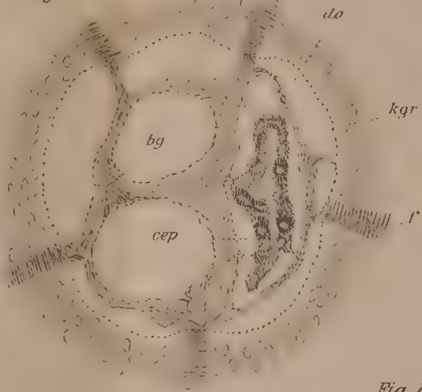

do
kgr
bg
cep
f

Fig. 18.

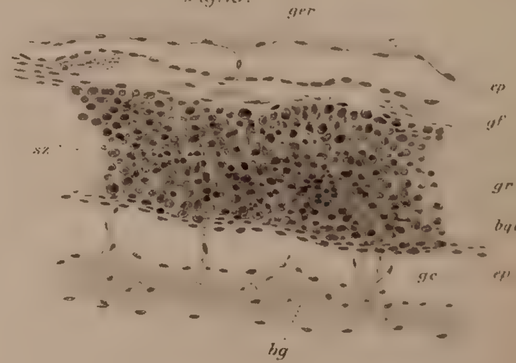

ger
ep
gf
sz
gr
bgl
gc
ep
bg

Fig. 13.

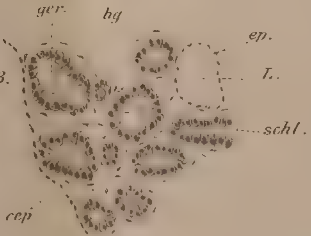

ger.
bg
ep.
L.
schl.
cep

Fig. 12^{a}

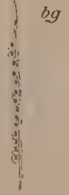


Fig 15.

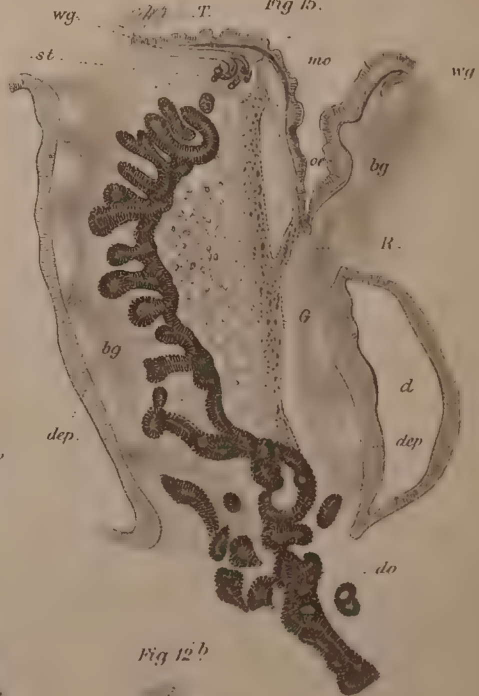

wg.
T.
st.
mo
wg
or
bg
R.
G
bg
d
dep.
dep
do

Fig 14.

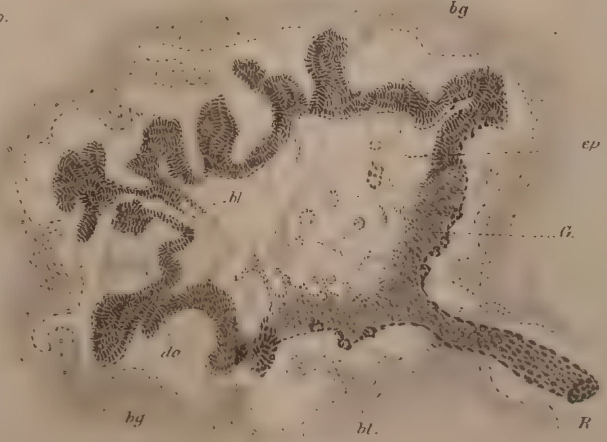

bg
ep
bl
G.
do
bg
bl.
R

Fig 12^{b}

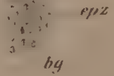


Fig. 22.

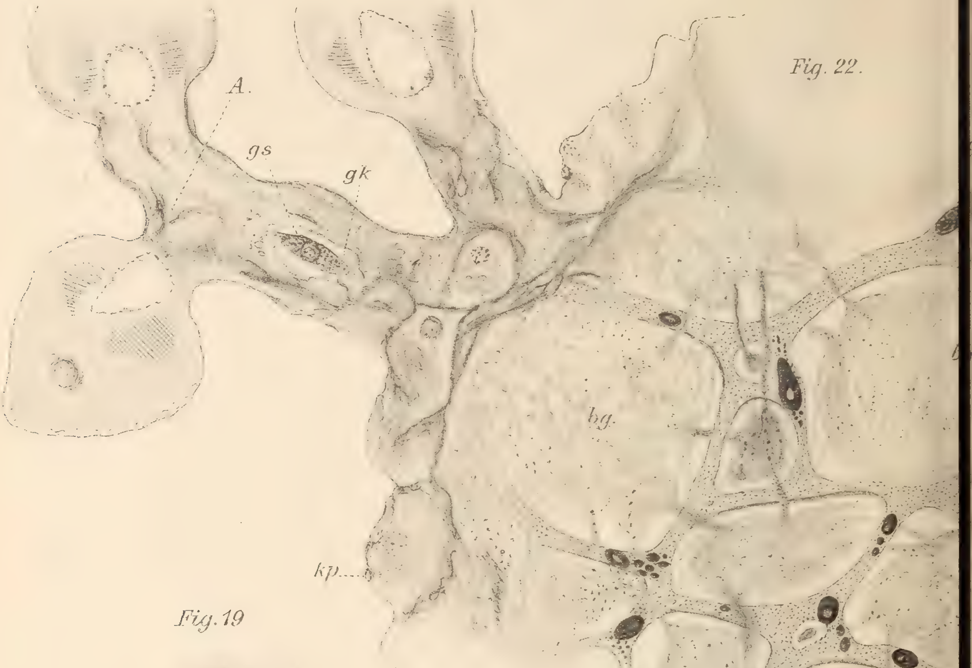

A.
gs
gk
bg.
kp
gr

Fig. 19

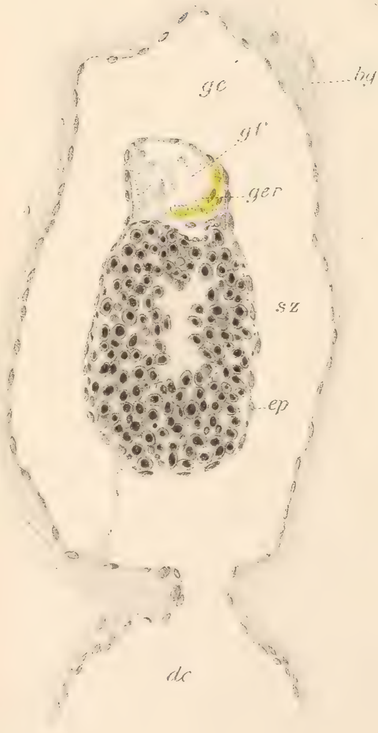

gc
bg
gr
ger
sz
ep
dc

Fig 21b

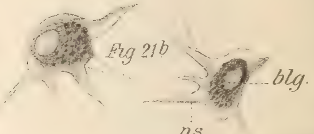
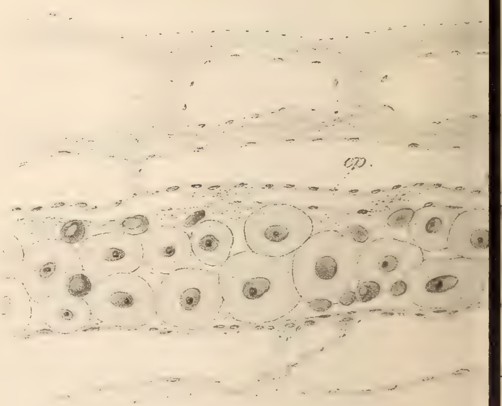


Fig. 17.



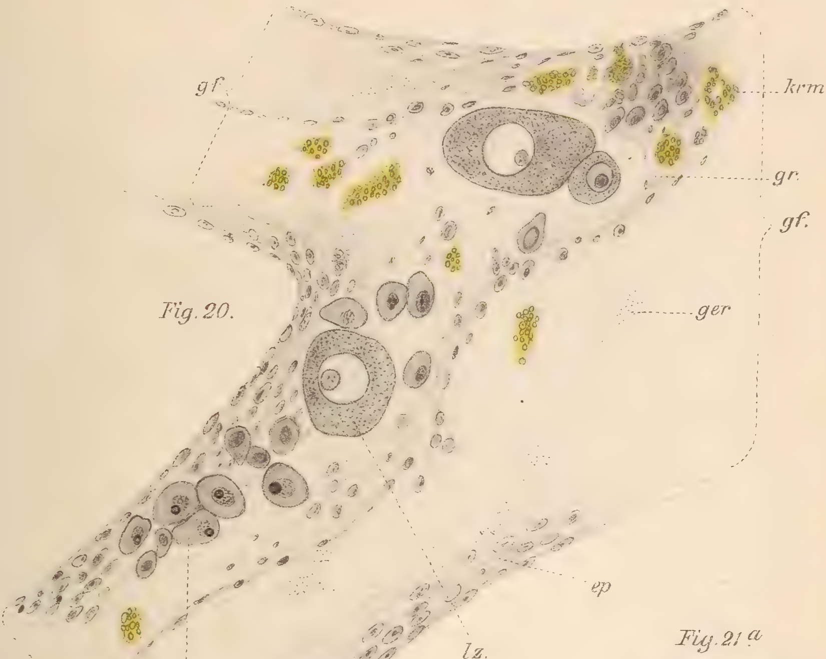


Fig. 20.
gf.
krm
gr.
gf.
ger
ep
lz.
gr.
plw.

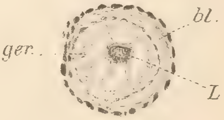
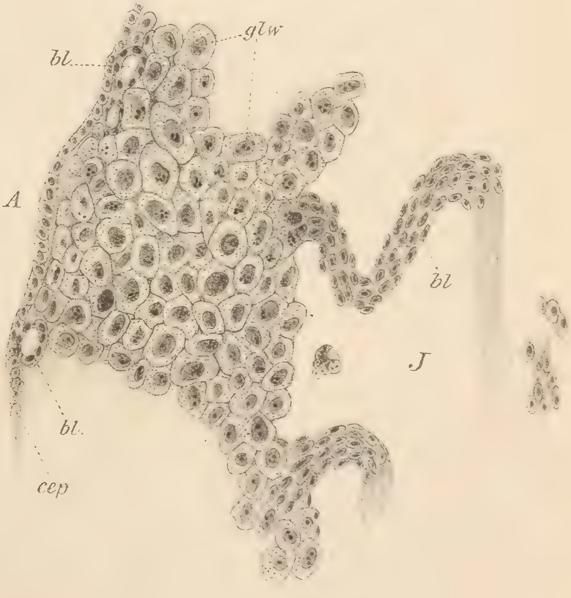
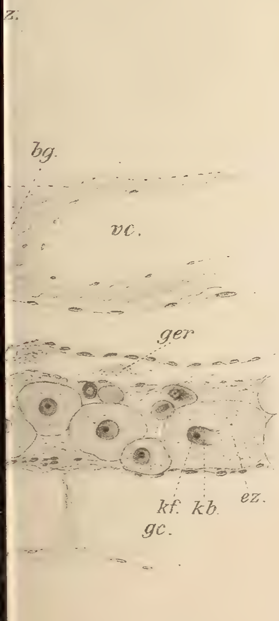
Fig. 21 a


Fig. 16.

glw
bl.
A
bl
J
bl.
cep


z.
bg.
vc.
ger
kf.
kb.
ez.
gc.

mann ir. Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 22.

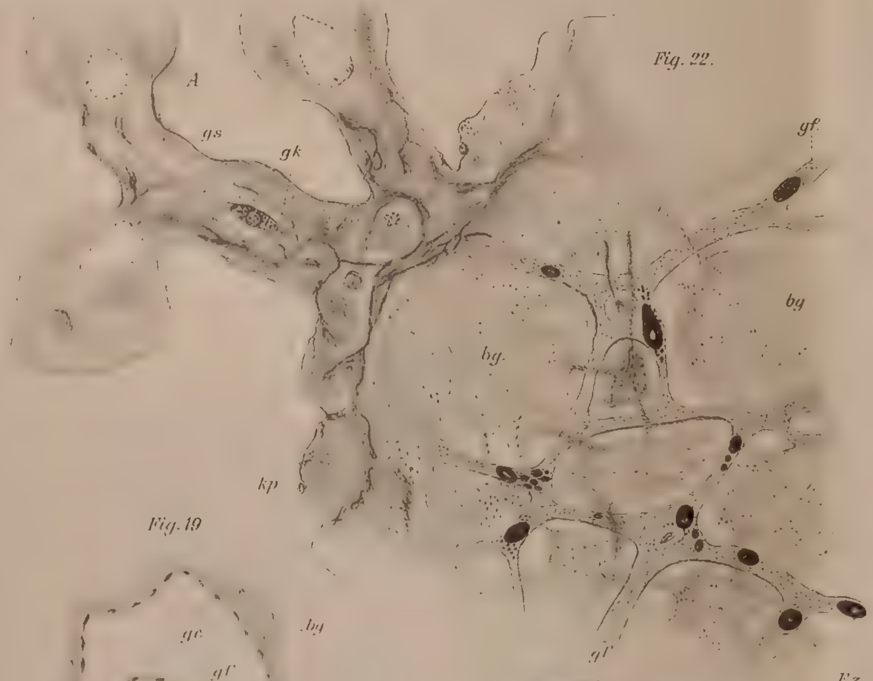

A
gs
gk
gf.
bg
bg.
kp
gf
Ez.

Fig. 20.

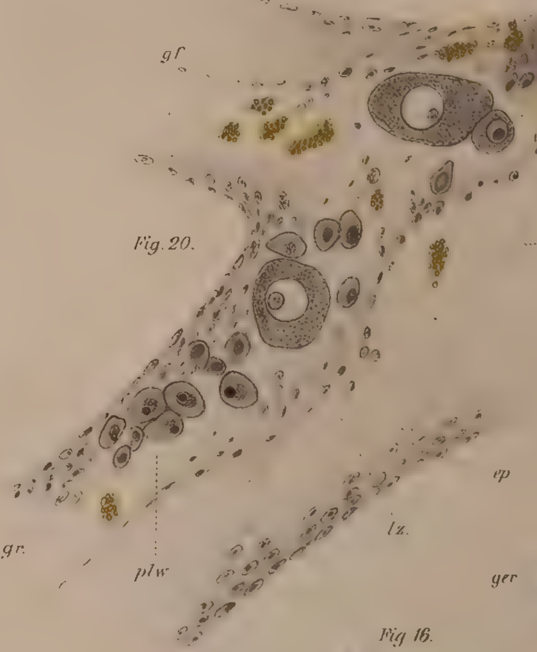

gf
km
gr
gf.
ger
ep
lz.
gr.
plw

Fig. 21 a

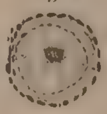


Fig. 19

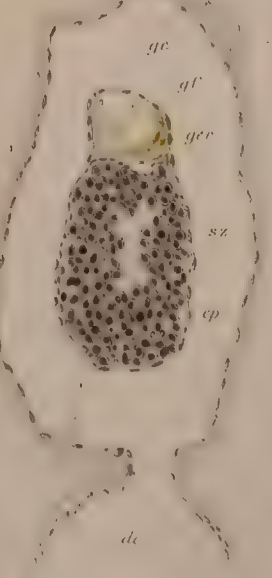

gc
bg
gf
ger
sz
ep
dc

Fig 21 b

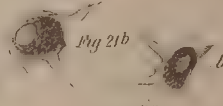


Fig. 16.

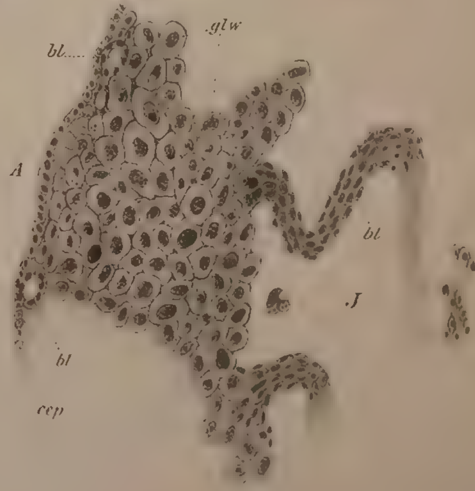
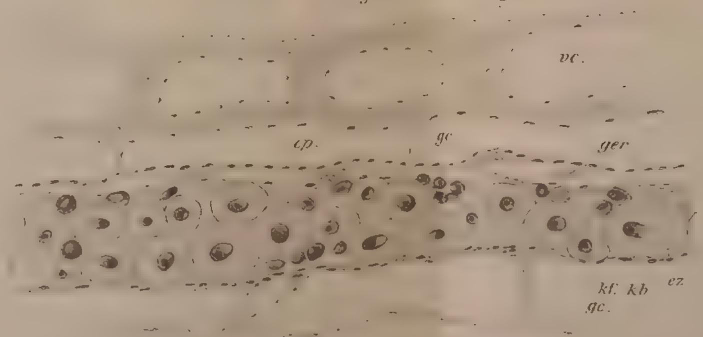
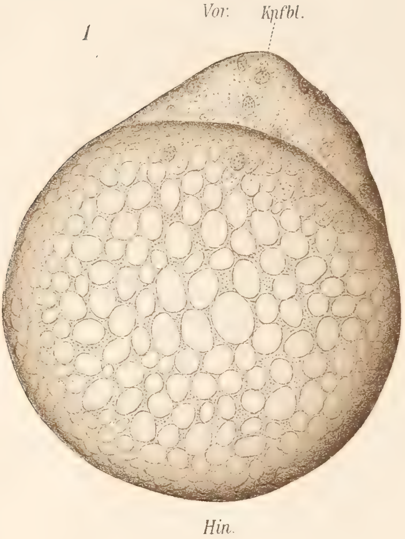

glw
bl.....
A
bl
J
bl
cep

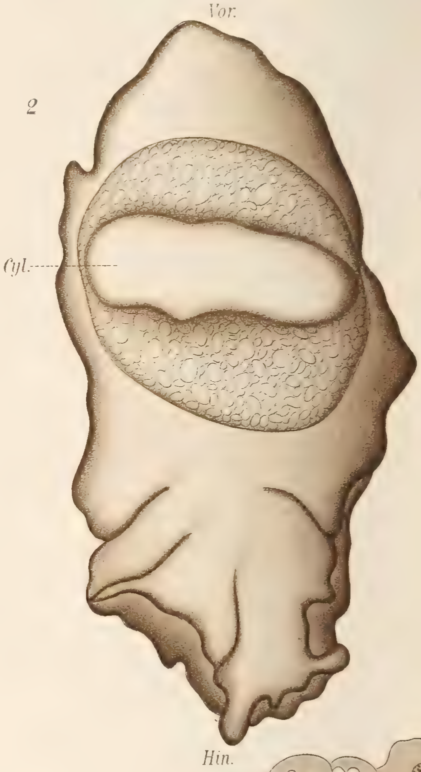
Fig. 17


bg
vc.
ep.
gc
ger
kf.
kb
ez
gc.

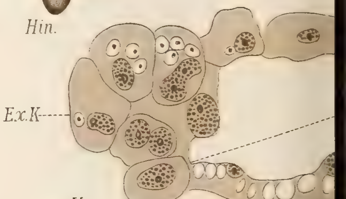
1


Vor.
Kpfbl.
Hin.

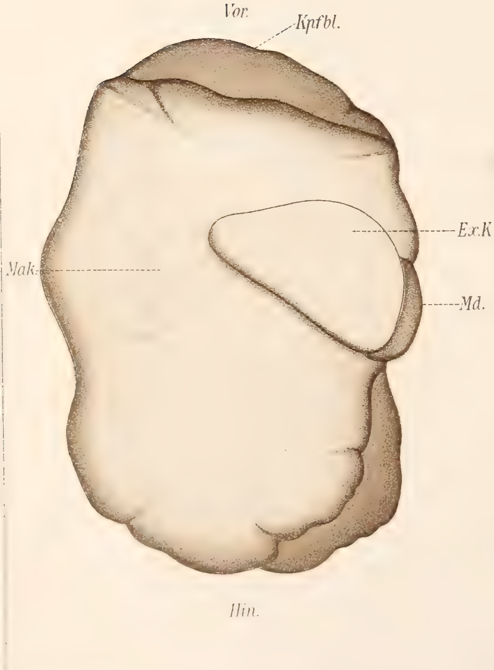
2



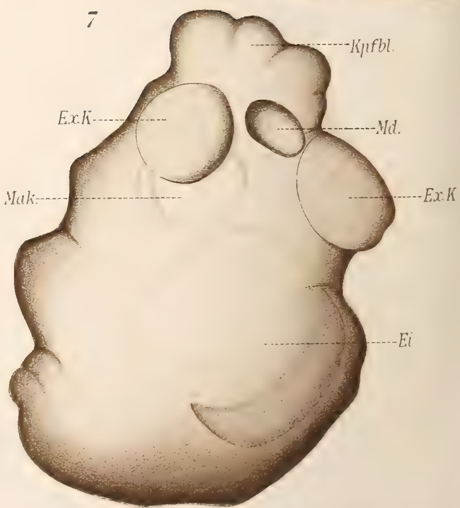
5



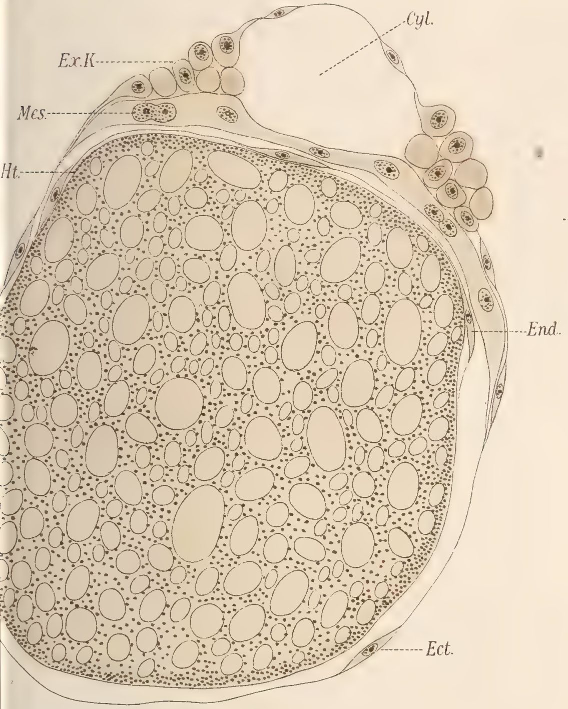
6


Vor.
Kpfbl.
Ex.K
Mak.
Md.
Hin.

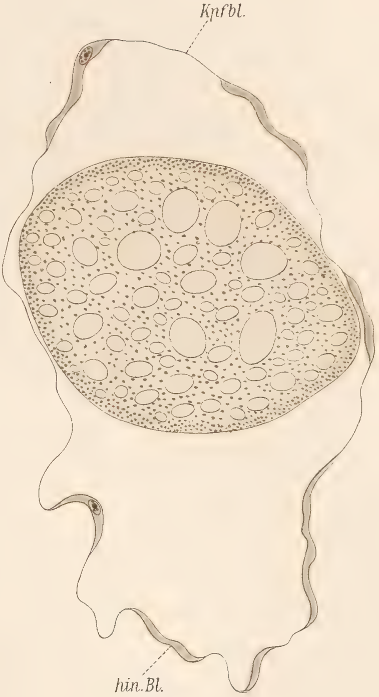
7

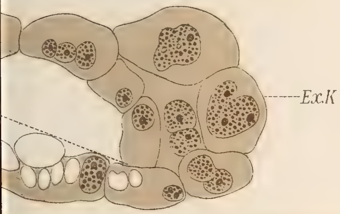

Vor.
Kpfbl.
Ex.K
Md.
Mak.
Ex.K
Ei
Hin

Verlag von Wilh

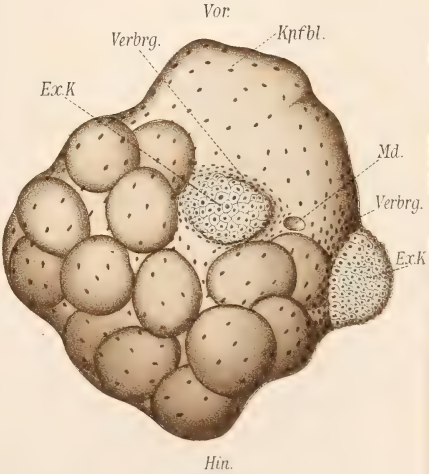

Cyl.
Ex.K
Mes.
Ht.
End.
Ect.

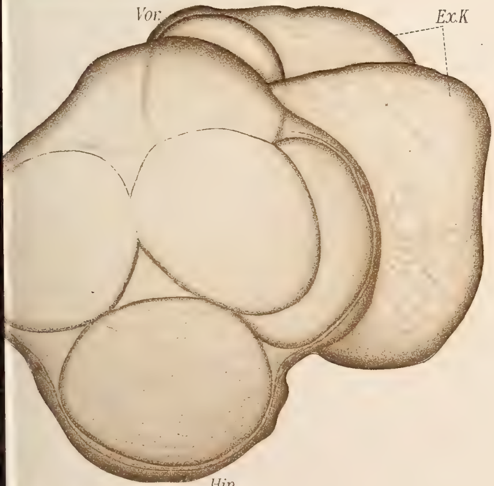
4


Kpfbl.
hin.Bl.



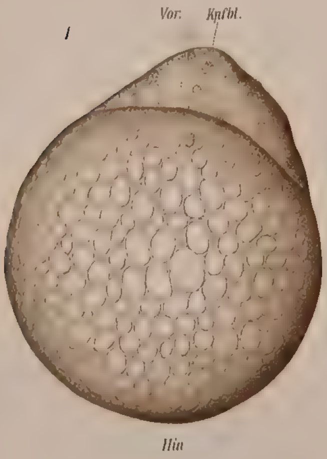
9


Vor.
Verbrg.
Kpfbl.
Ex.K
Md.
Verbrg.
Ex.K
Hin.

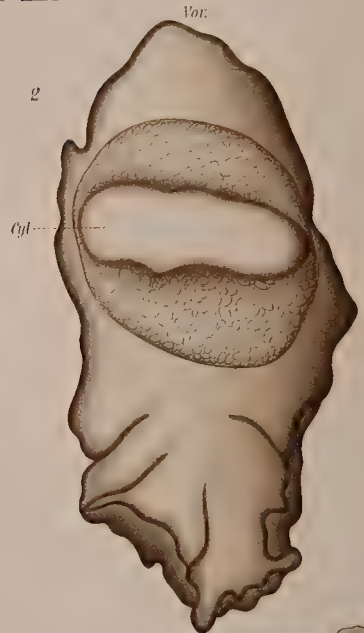


n. Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

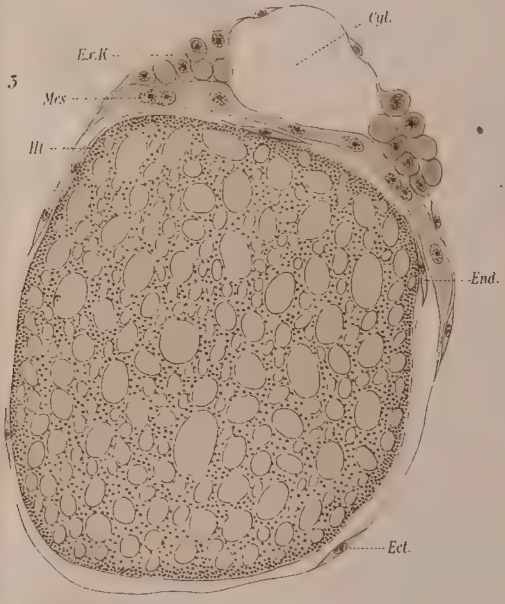
1


Vor.
Kpfbl.
Hin

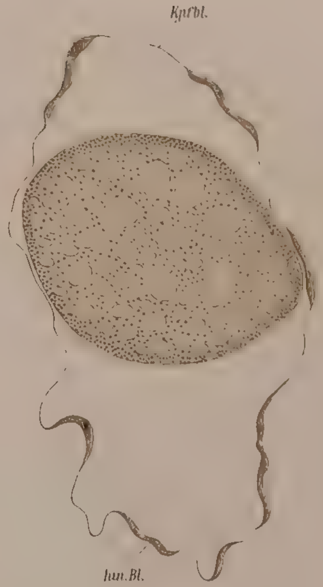
2



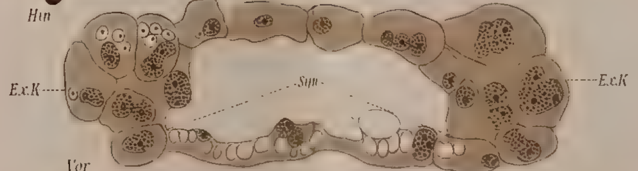
3


Cyl.
Ex.K
Mes
Ht
End.
Ect.

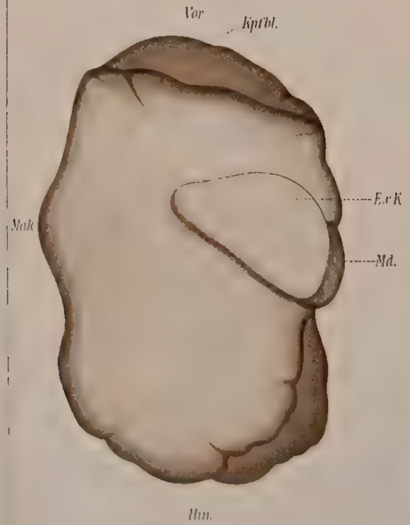
4


Kpfbl.
Inn. Bl.

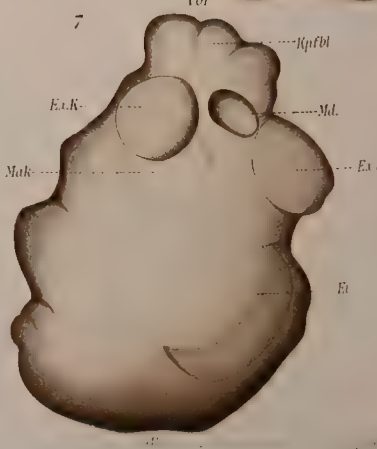
5



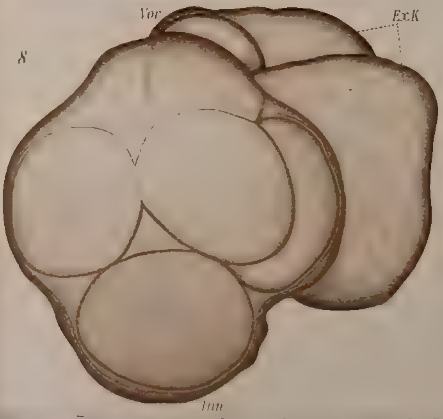
6


Vor
Kpfbl.
Ex.K
Mak
Md.
Hin.

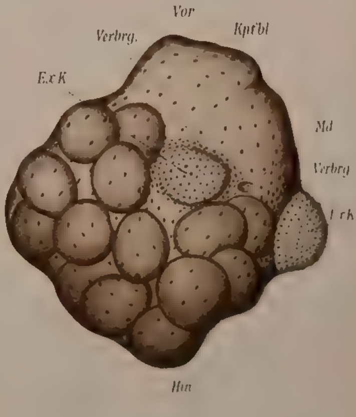
7


Vor
Kpfbl
Ex.K.
Md.
Mak
Ex.k
Ft

8

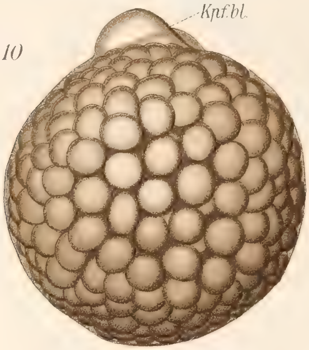


9

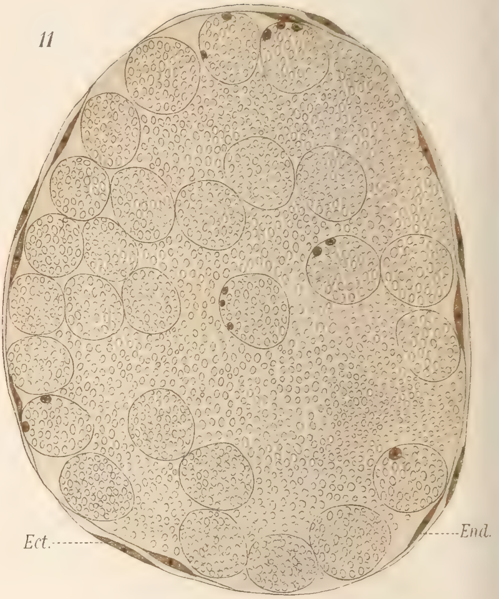

Vor
Verbrg.
Kpfbl
Ex.K
Md
Verbrg
Ex.K
Hin

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ª/M.

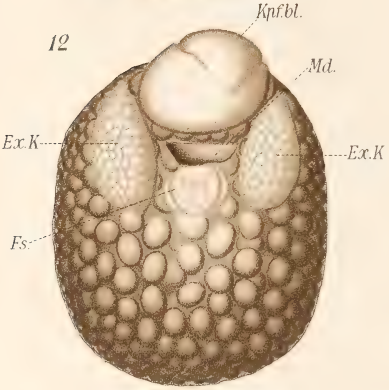
10



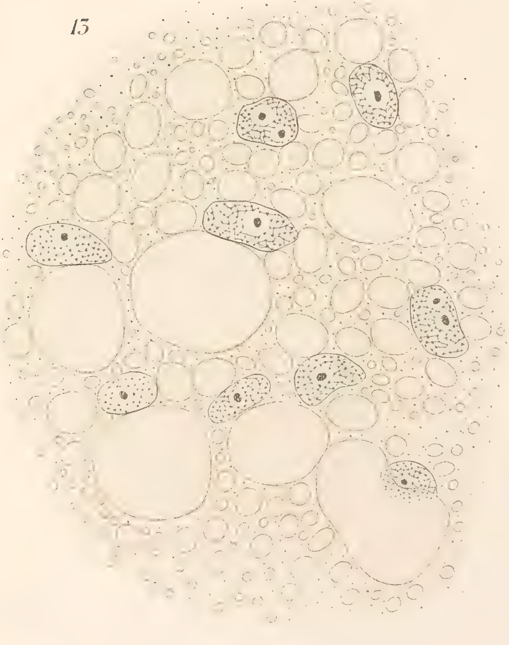
11



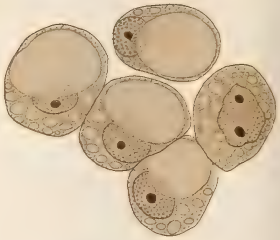
12


Kpf.bl.
Md.
Ex.K
Ex.K
Fs.

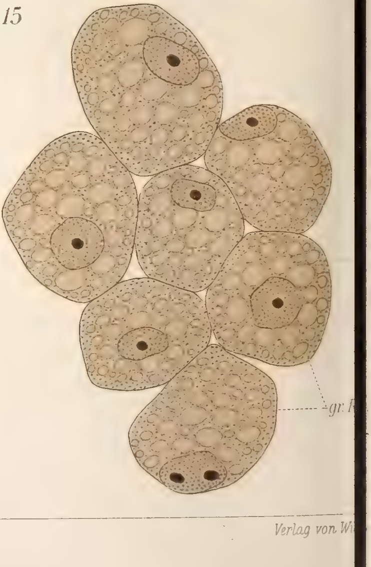
13



14

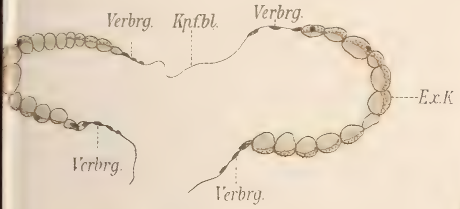


15

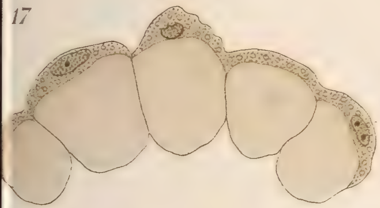


O.C.Glaser gez.

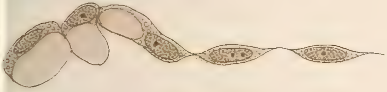
Verlag von W


Verbrg.
Kpf.bl.
Verbrg.
Ex.K
Verbrg.
Verbrg.

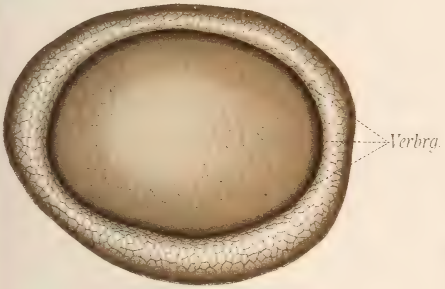
17



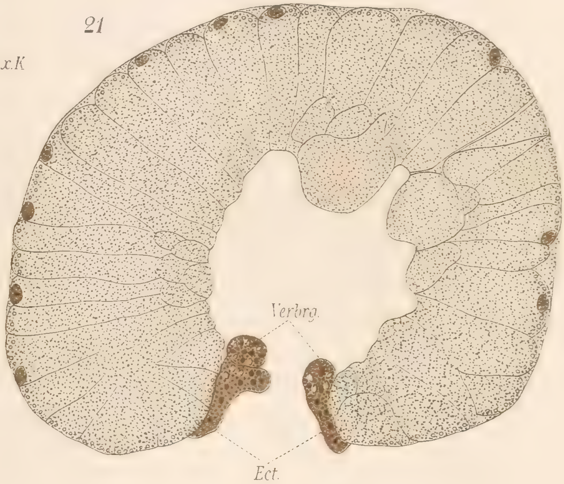
18



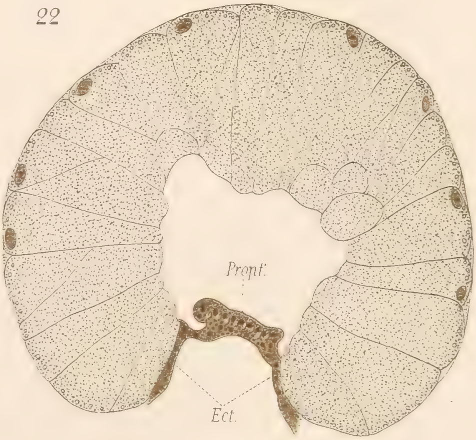
9



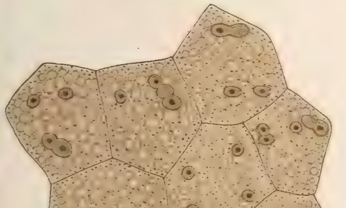
21



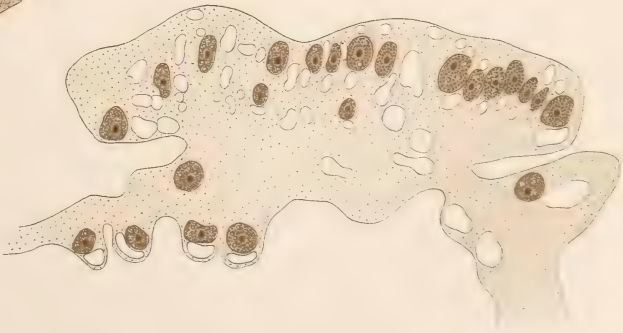
22



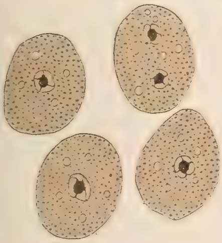
20



23



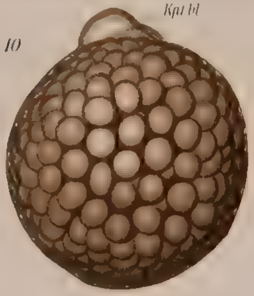
24



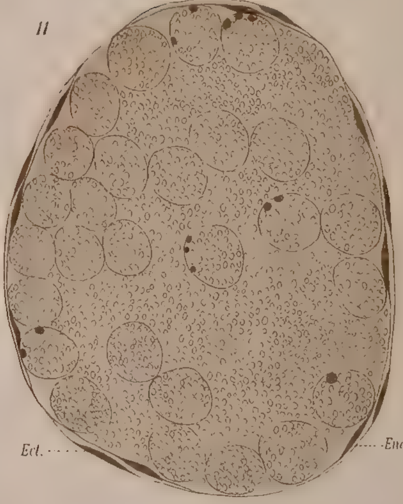
Lenz gez.

[illegible]

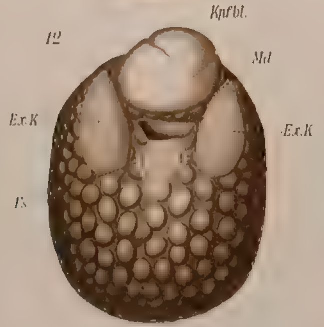
10



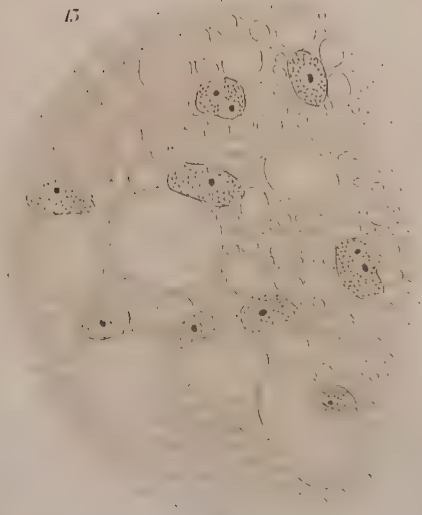
11



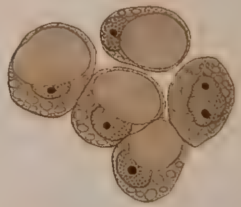
12


Kpf bl.
Md
Ex.K
Ex.K
Fs

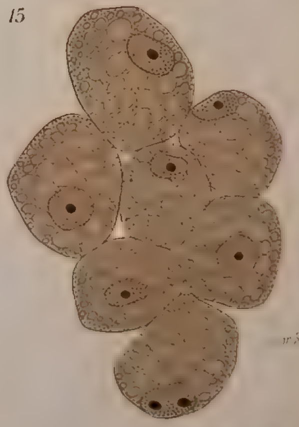
13



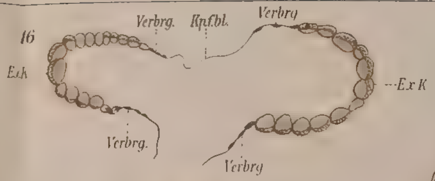
14



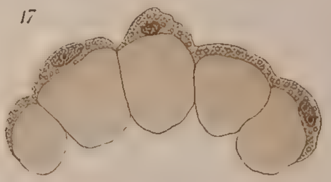
15



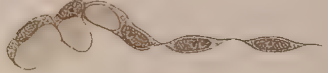
16


Verbrg.
Kpf.bl.
Verbrg
Ex.K
Ex.K
Verbrg.
Verbrg

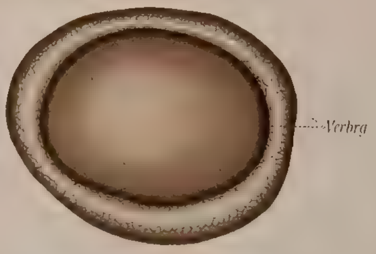
17



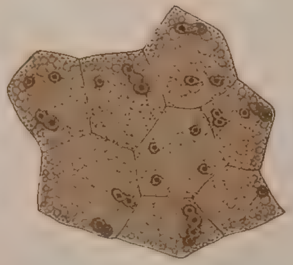
18



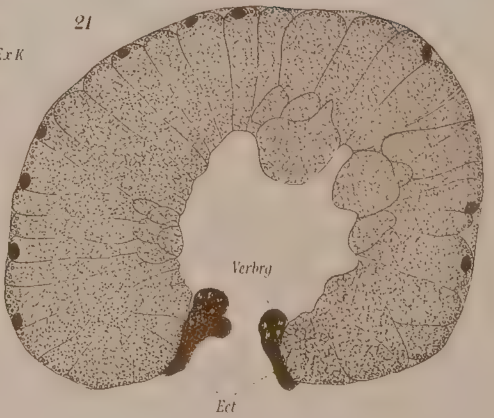
19



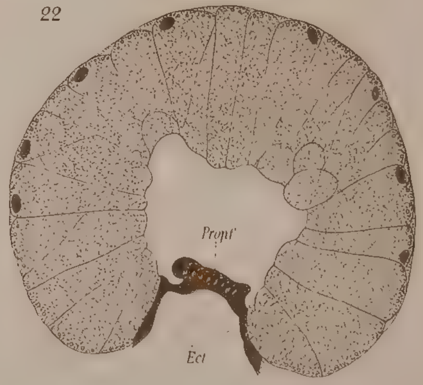
20



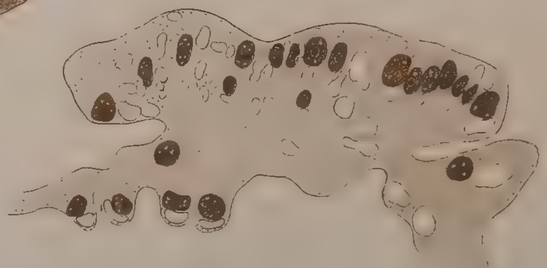
21



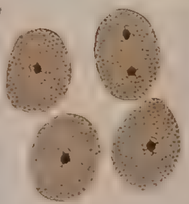
22



23

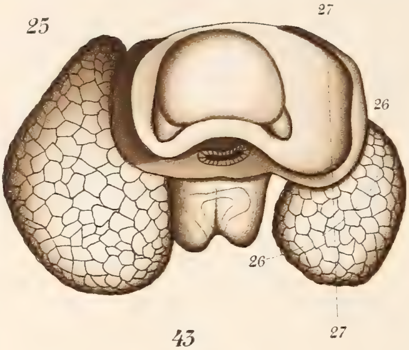


24

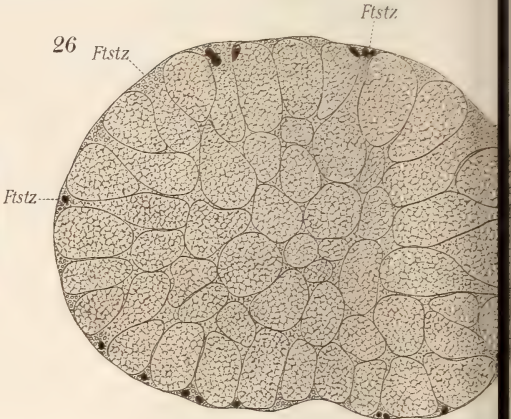


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

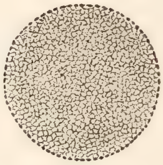
25



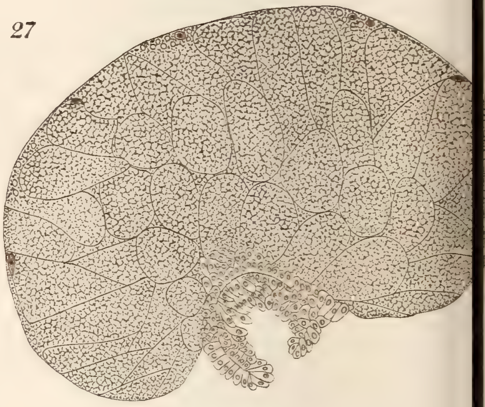
26


Ftstz.
Ftstz
Ftstz

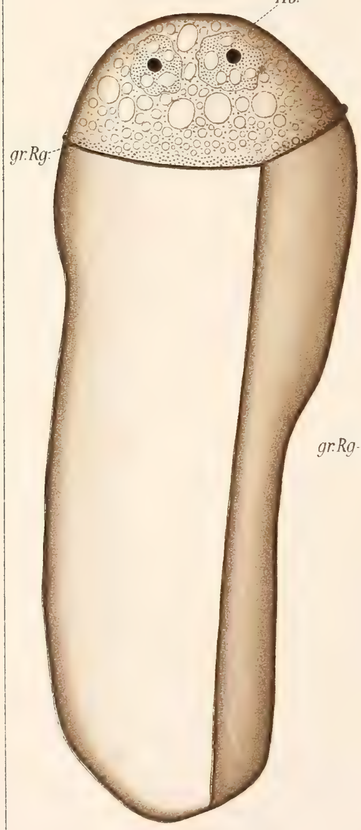
43



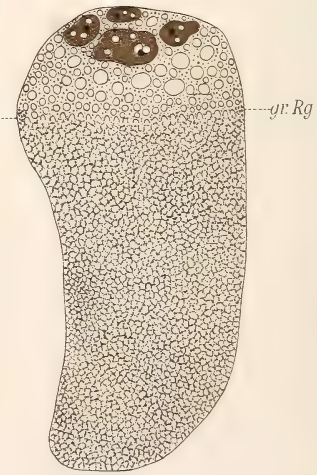
27



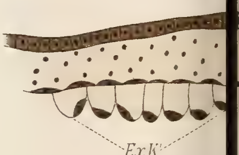
44



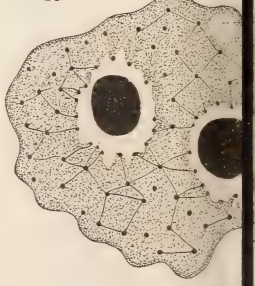
45



47



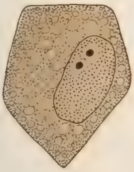
40



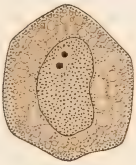
O.C. Glaser gez.

Verlag von

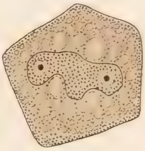
28



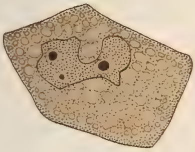
29



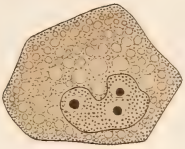
30



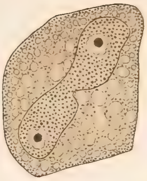
31



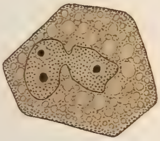
32



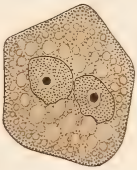
33



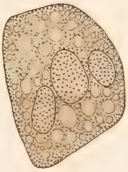
34



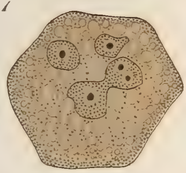
35



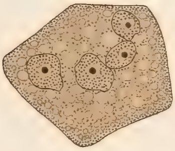
36



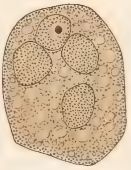
37



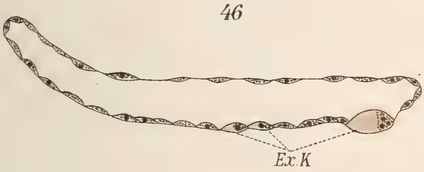
38



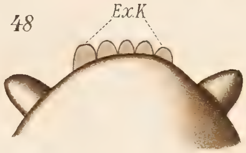
39



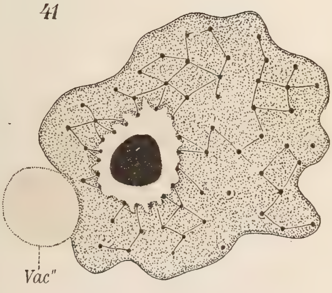
46



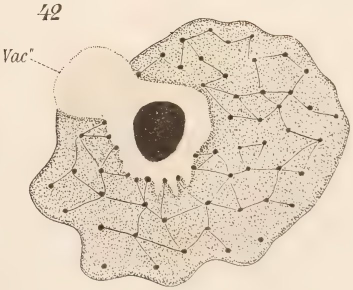
48



41



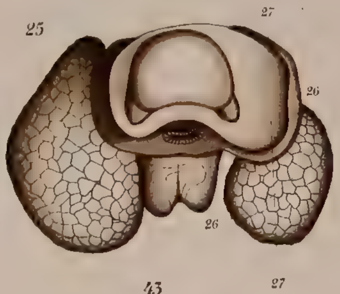
42



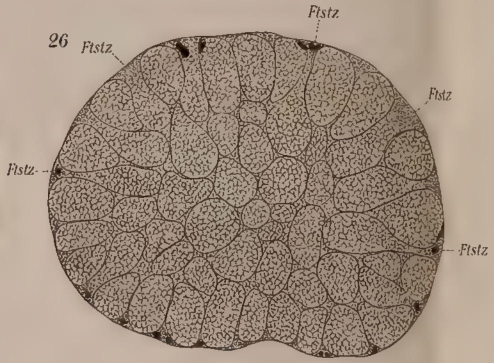
nn, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

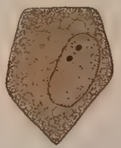
25



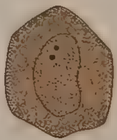
26


Ftstz
Ftstz.
Ftstz
Ftstz.
Ftstz

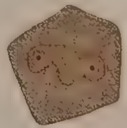
28



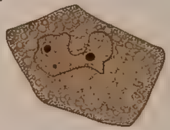
29



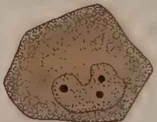
30



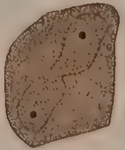
31



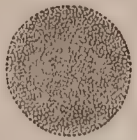
32



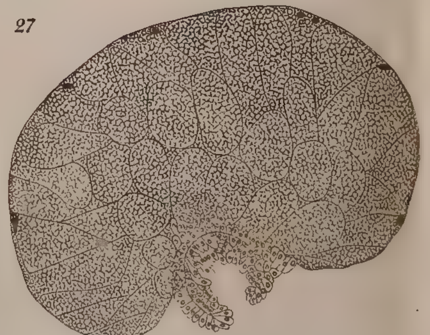
33



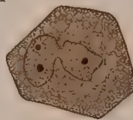
43



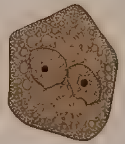
27



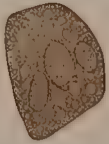
34



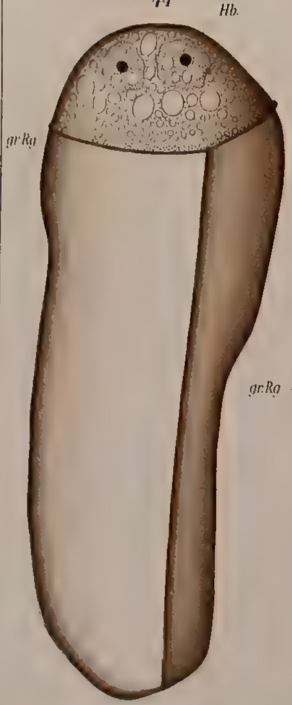
35



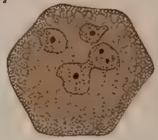
36



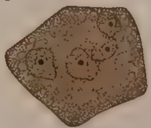
44



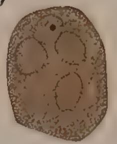
37



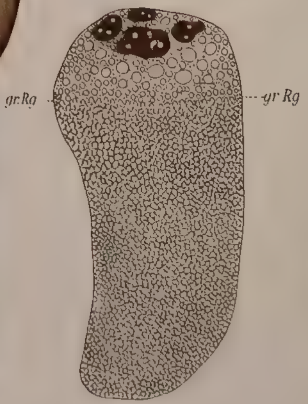
38



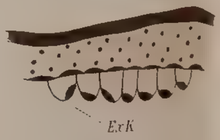
39



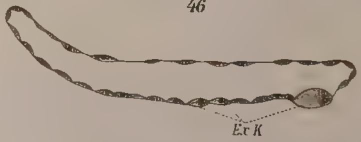
45



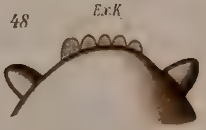
47



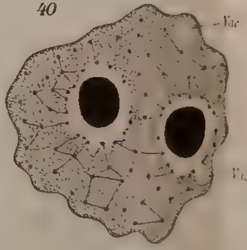
46



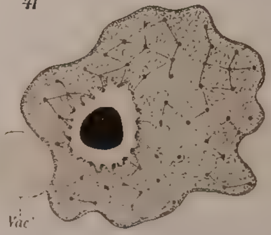
48



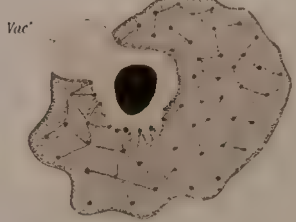
40



41

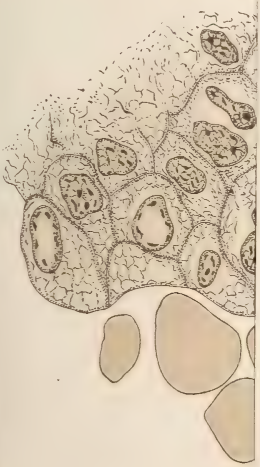


42



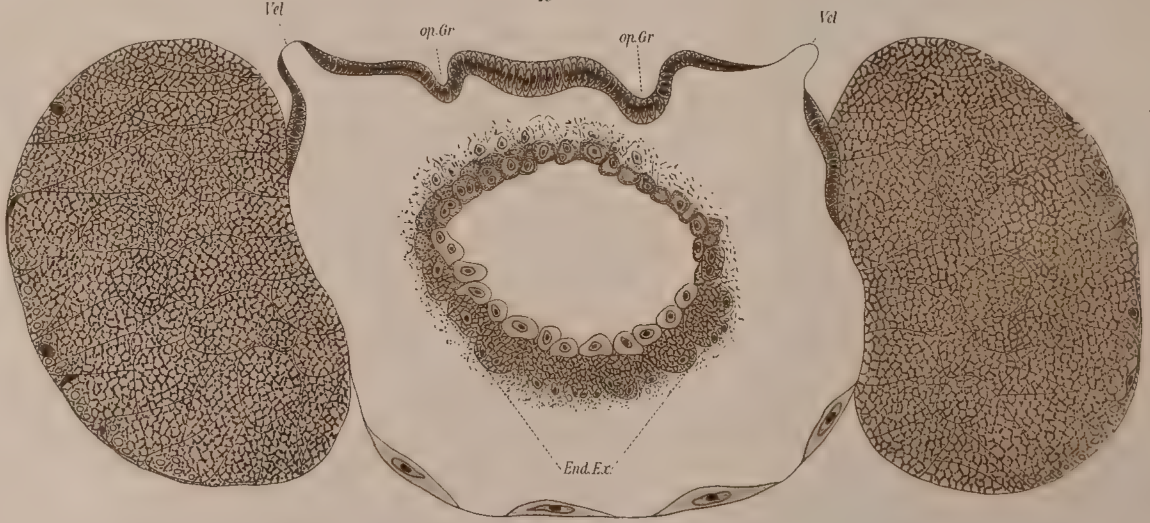
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

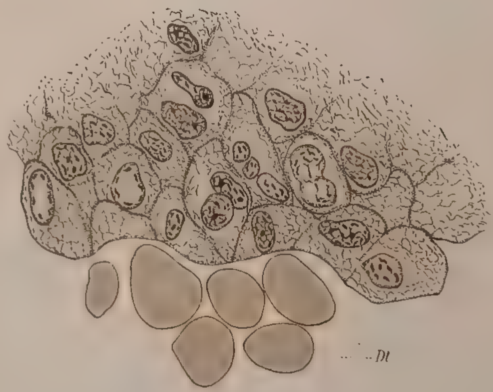


[illegible] gez.

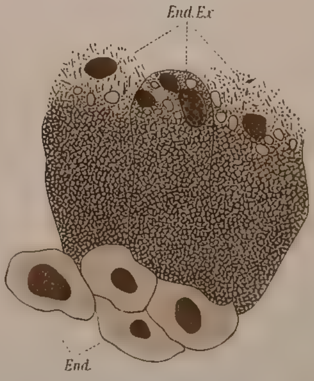
49


Vel
op.Gr
op.Gr
Vel
End.Ex.

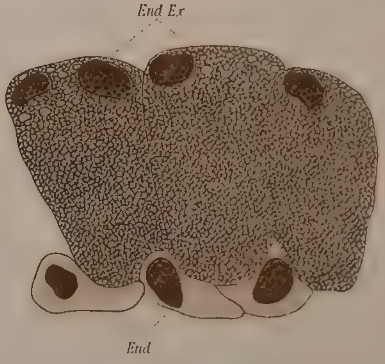
52



51



50



Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fig. 1.

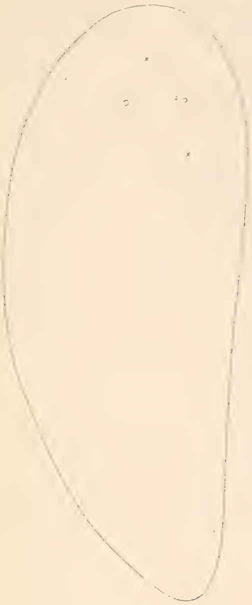


Fig. 2.

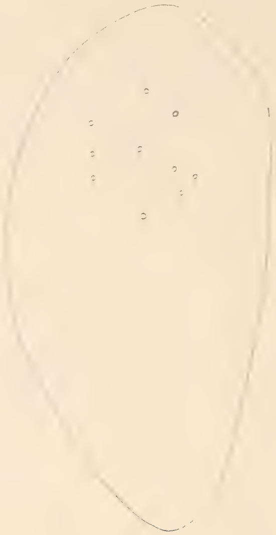


Fig. 3.

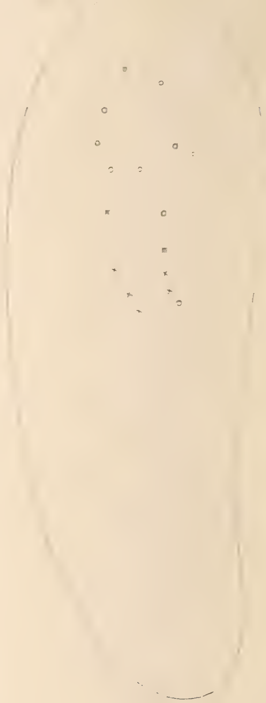


Fig.

Fig. 5.

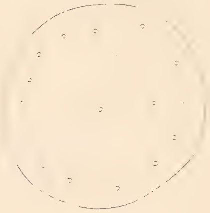


Fig.

Fig. 4.

Fig. 6.

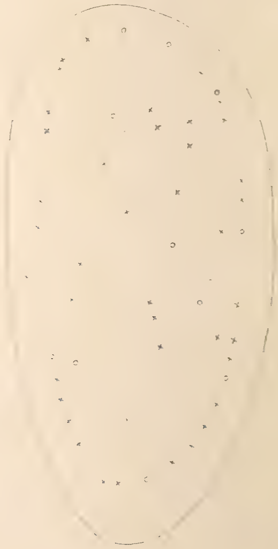


Fig. 19.

Fig. 7.

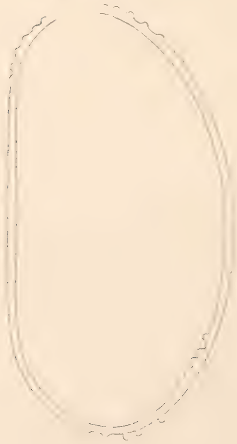


Fig. 2

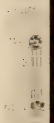
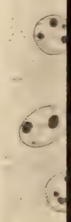


Fig.



[illegible]

[illegible]

Fig. 9.

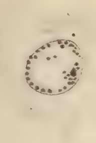


Fig. 10.

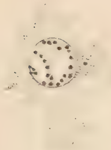
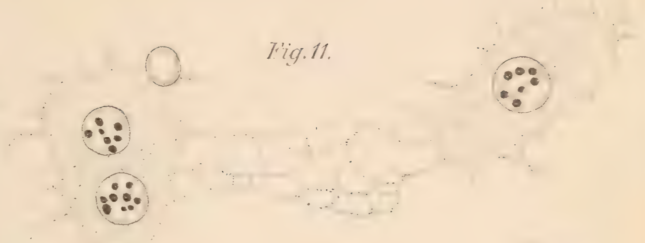


Fig. 11.



12.

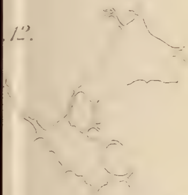


Fig. 13.

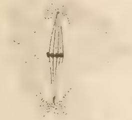


Fig. 14.

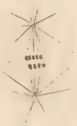


Fig. 26.

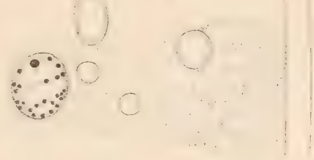
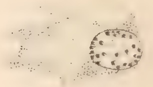


Fig. 28.



ig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 27.

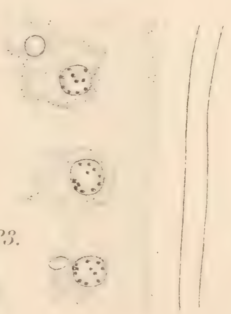
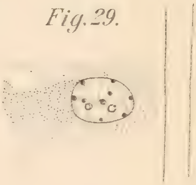


Fig. 29.



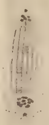


Fig. 21.

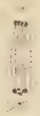


Fig. 22.

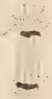


Fig. 23.

Fig. 30.

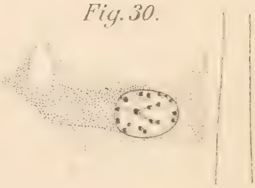


Fig. 25.

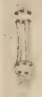


Fig. 36.

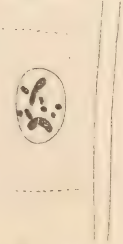


Fig. 33.

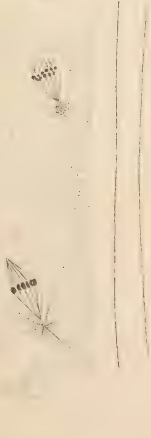


Fig. 32.

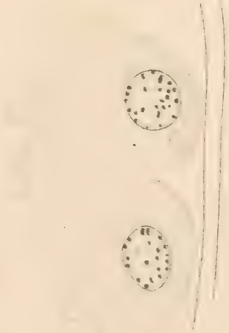
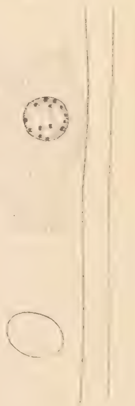


Fig. 31.



ig. 35.

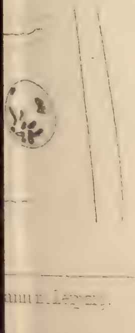
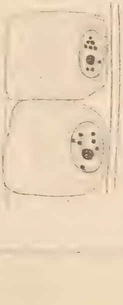


Fig. 37.



ann r. Legny.

[illegible]

Fig. 1.

Fig. 2.

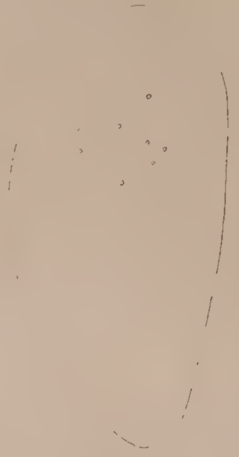


Fig. 3.

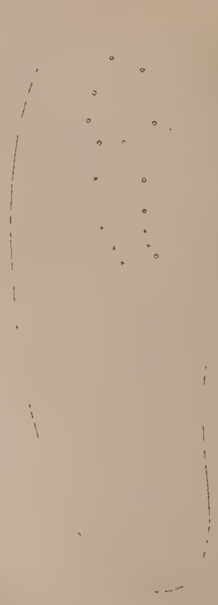


Fig. 8.

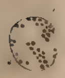


Fig. 9.

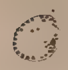


Fig. 10.

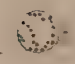


Fig. 11.

Fig. 12.

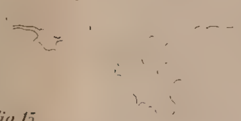


Fig. 13.

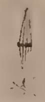


Fig. 14.

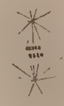


Fig. 26.

Fig. 28.

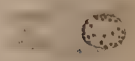


Fig. 15.

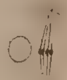


Fig. 16.

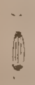


Fig. 17.

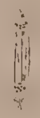


Fig. 18.

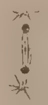


Fig. 27.

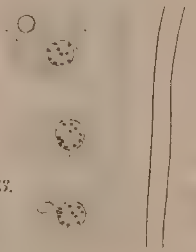


Fig. 29.

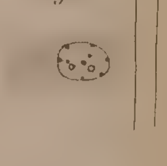


Fig. 5.

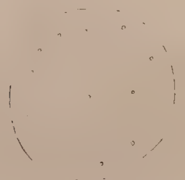


Fig. 20.

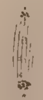


Fig. 21.

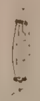


Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 30.

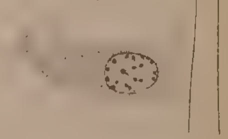


Fig. 4.

Fig. 6.

Fig. 19.

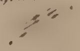


Fig. 7.

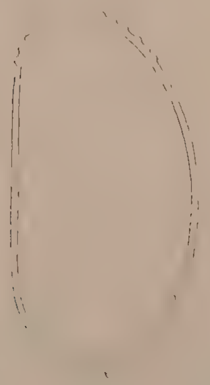


Fig. 24.

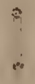


Fig. 25.

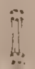


Fig. 36.

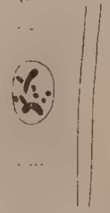


Fig. 33.

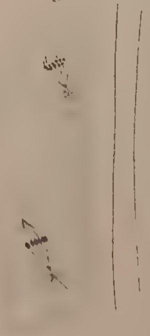


Fig. 32.

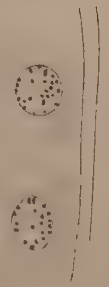


Fig. 31.

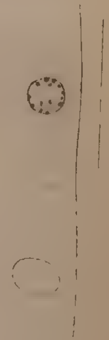


Fig. 34.

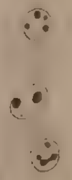


Fig. 35.

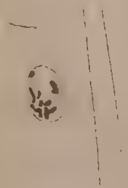


Fig. 37.

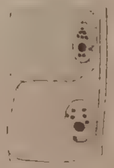


Fig. 38.

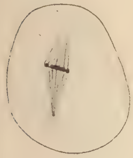


Fig. 39.

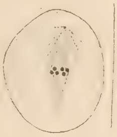


Fig. 44.

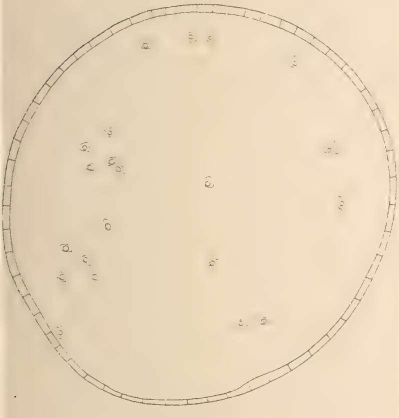


Fig. 48.

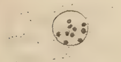


Fig. 49.

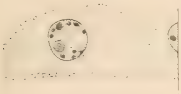


Fig. 52.

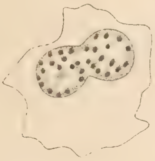


Fig. 57.

S. M. del.

Fig. 38.

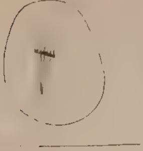


Fig. 39.

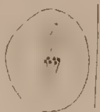


Fig. 40.

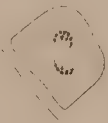


Fig. 41.

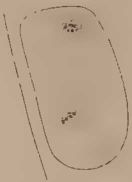


Fig. 42.

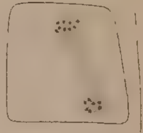


Fig. 43.

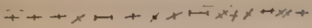


Fig. 47.

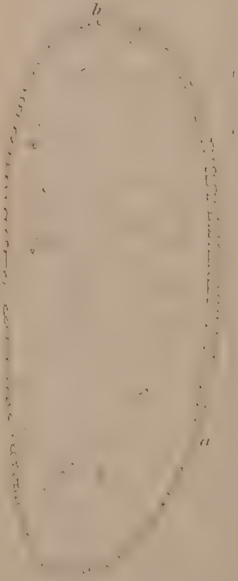


Fig. 44.

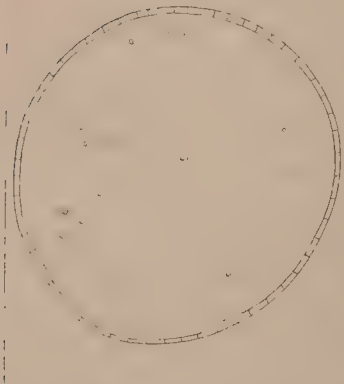


Fig. 45.

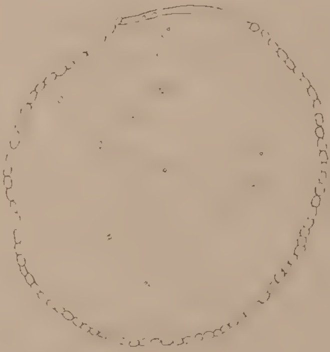


Fig. 46.

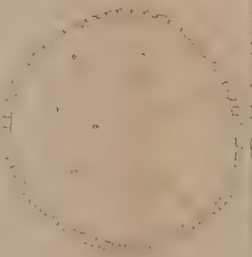


Fig. 48.

Fig. 49.

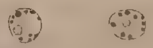


Fig. 50.

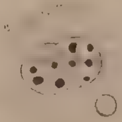


Fig. 51.

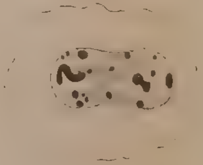


Fig. 52.

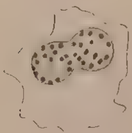


Fig. 53.

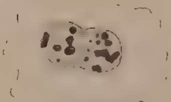


Fig. 54.

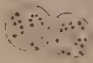


Fig. 55.

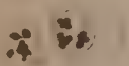


Fig. 56.

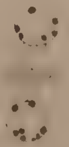


Fig. 57.

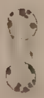


Fig. 58.

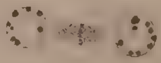


Fig. 59.

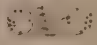
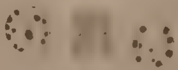


Fig. 60.



Wilhelm Engelmann

Fig. 1.

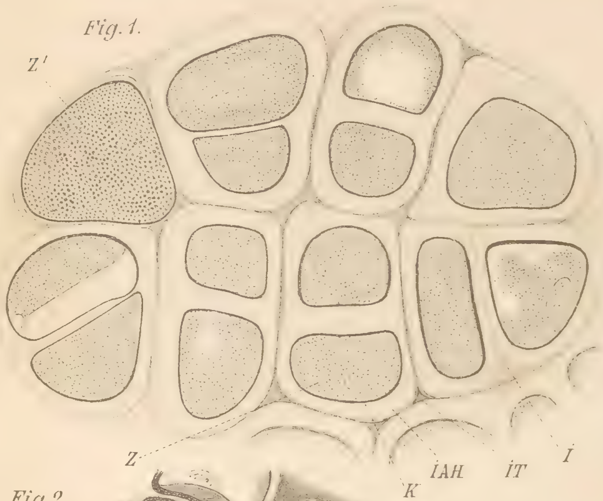


Fig. 3.

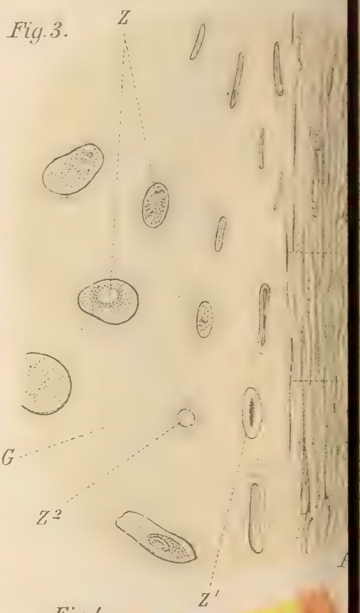


Fig. 2.

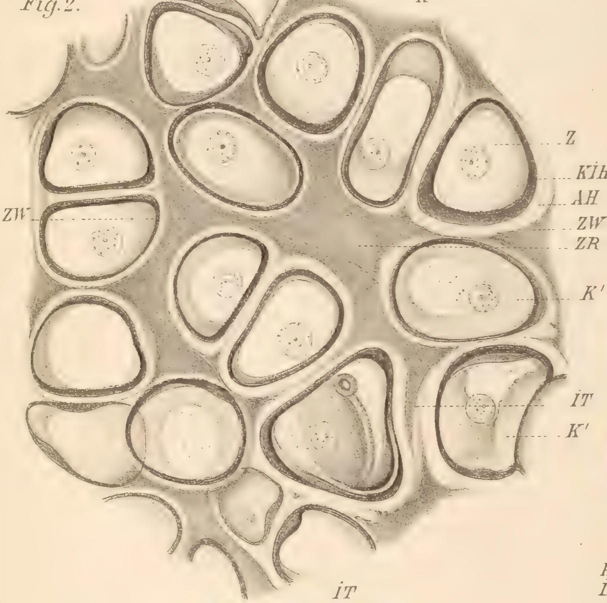

ZW
Z
KIH
AH
ZW
ZR
K'
IT
K'

Fig. 4.

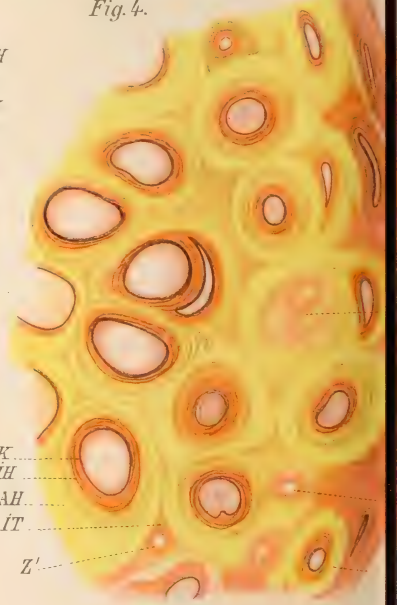


Fig. 6.

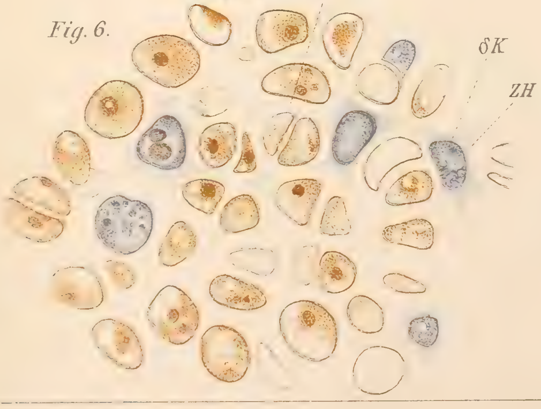
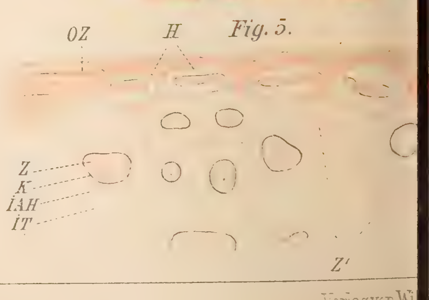


Fig. 5.


OZ
H
Z
K
IAH
IT
Z'

ig. 7.

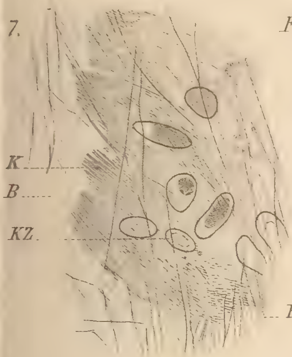


Fig. 8.

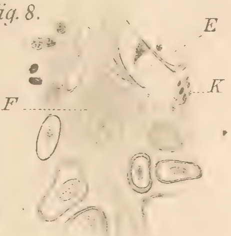


Fig. 13.

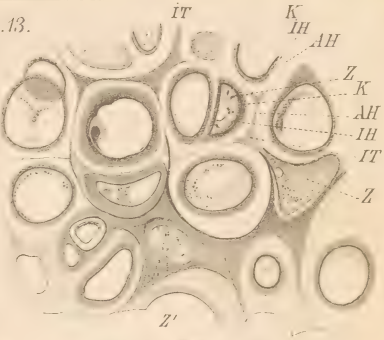

IT
K
IH
AH
Z
K
AH
IH
IT
Z
Z'

Fig. 9.

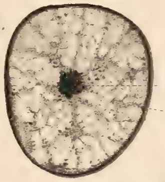


Fig. 11.

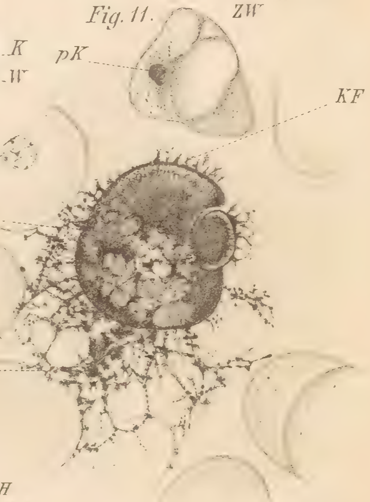

ZW
pK
KF
nK
dZ
KN

Fig. 10.

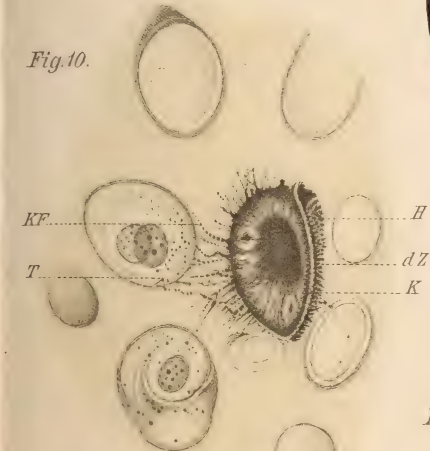


Fig. 12.

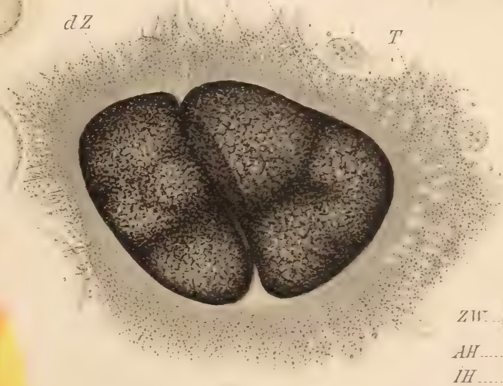


Fig. 14.

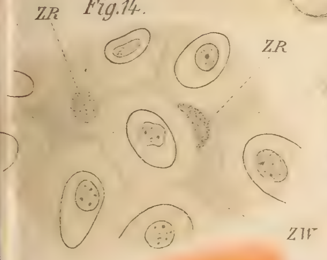


Fig. 17.

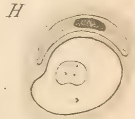
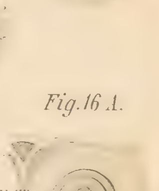
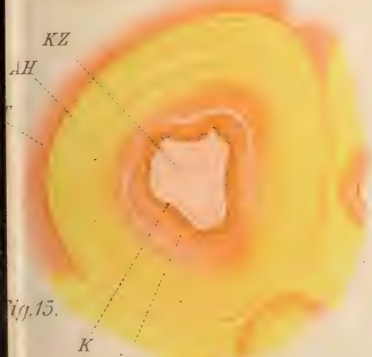


Fig. 16 A.





ig. 15.

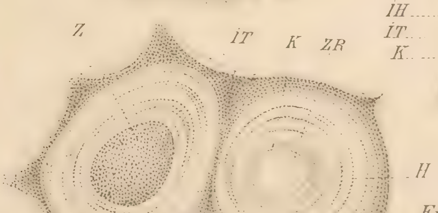


Fig. 16.

Fig. 1.

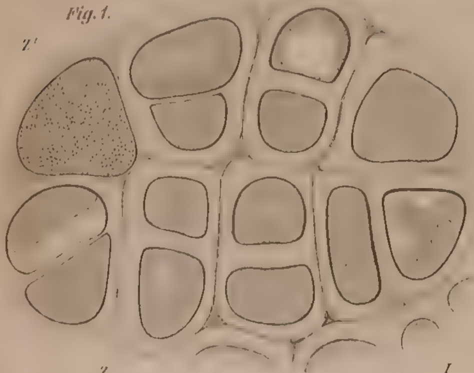


Fig. 2.

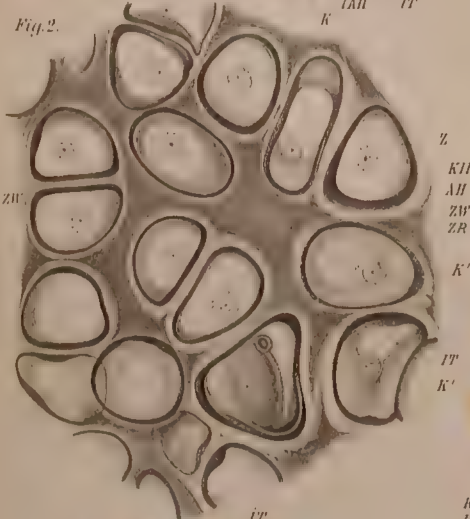

K
Z
KIH
AH
ZW
ZR
K'
ZW
IT
K'

Fig. 3.

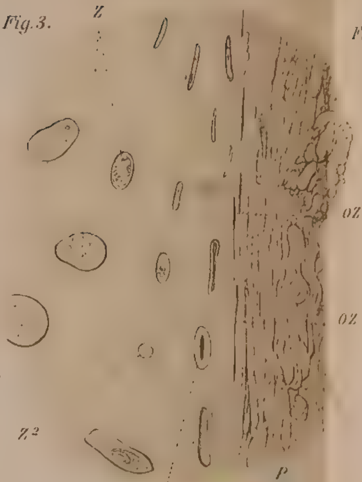


Fig. 4.

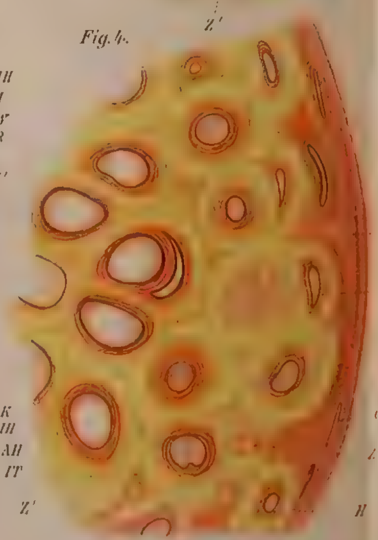

P
A'
A
Z'
OZ
Z'
K
IH
AH
IT
Z'
H

Fig. 6.

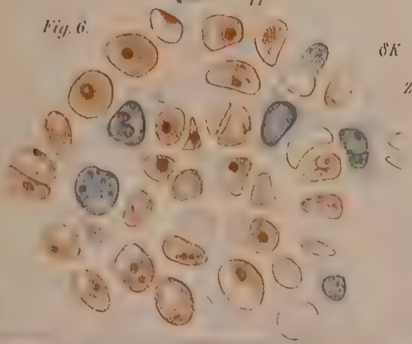


Fig. 5.

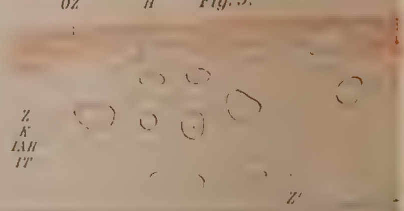

OZ
H
P
A
Z
K
IAH
IT
Z'

Fig. 7.

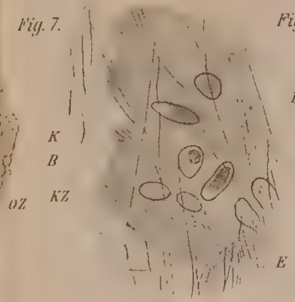


Fig. 8.

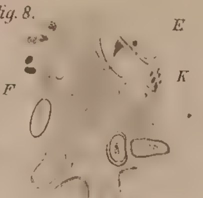


Fig. 13.

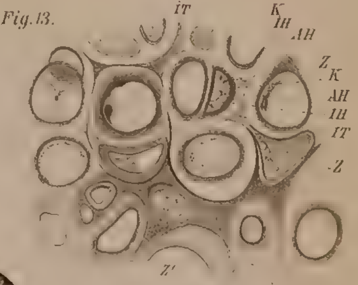

IT
K
IH
AH
Z
K
AH
IH
IT
Z
Z'

Fig. 9.

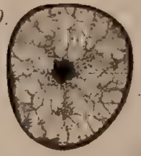


Fig. 11.

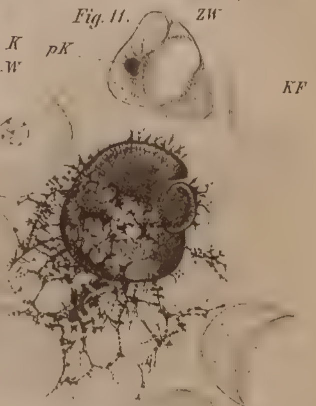

ZW
pK
KF
nK
dZ
KN

Fig. 10.

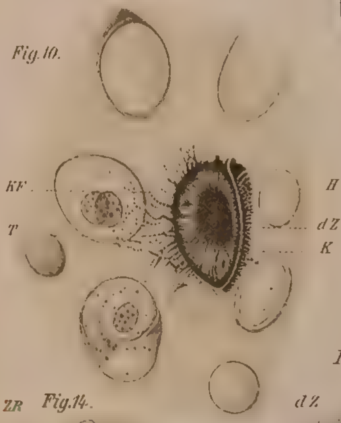


Fig. 12.

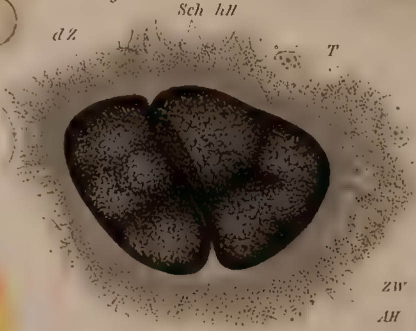


Fig. 17.

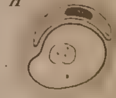


Fig. 14.

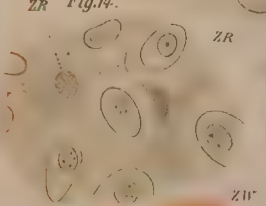


Fig. 15

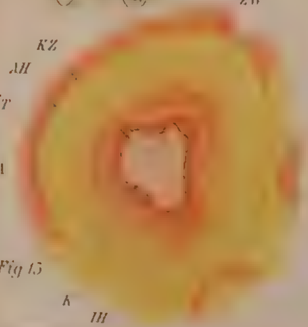

KZ
AH
IT
P
A
K
IH

Fig. 16 A.

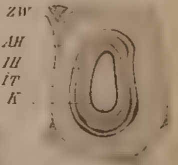
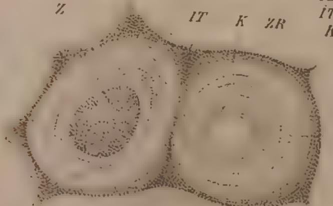


Fig. 16.



Lith Anst Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 18.

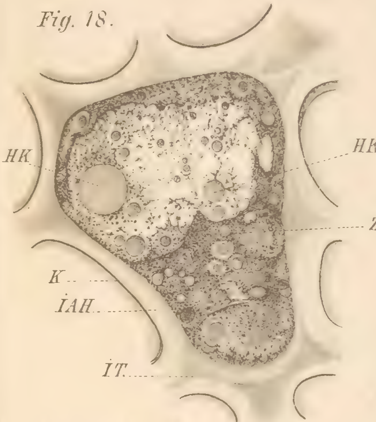

HK
HK
ZT
K
IAH
IT

Fig. 19.

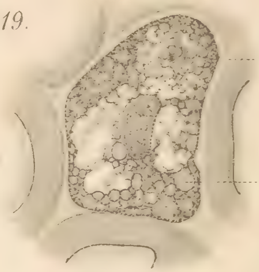


Fig. 20.

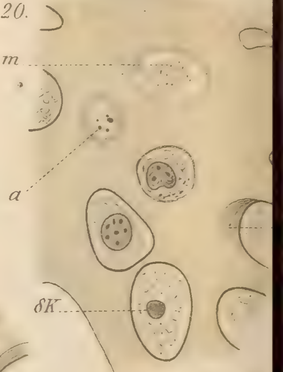


Fig. 21.

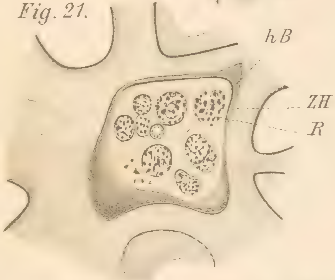


Fig. 22

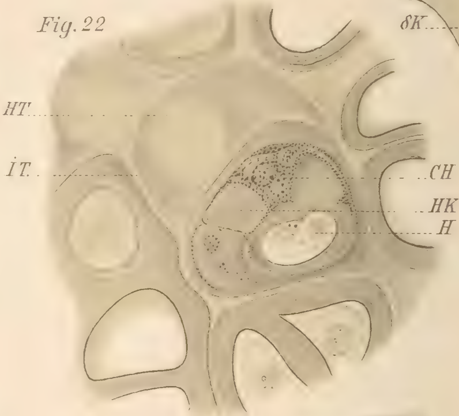
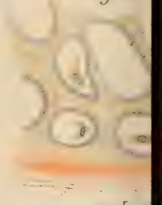


Fig. 29.



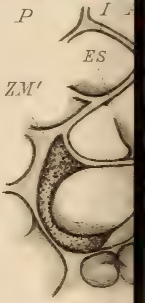


Fig. 23.

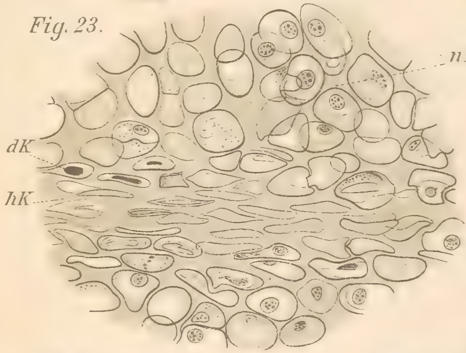


Fig. 31.

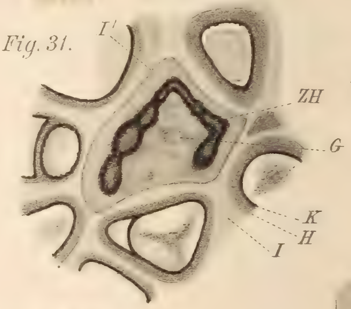


Fig. 24.

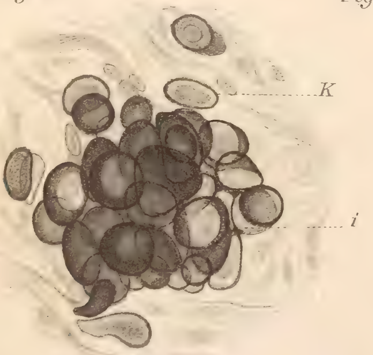
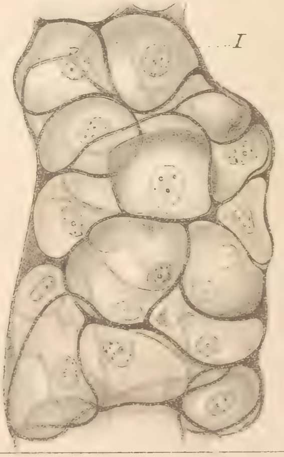
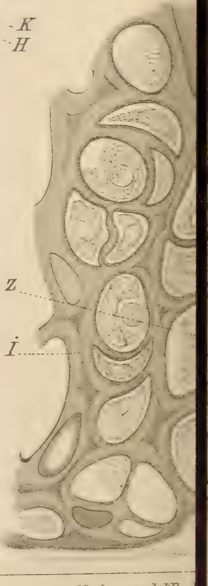


Fig. 25.





Verlag von Wilhe

Fig. 26.

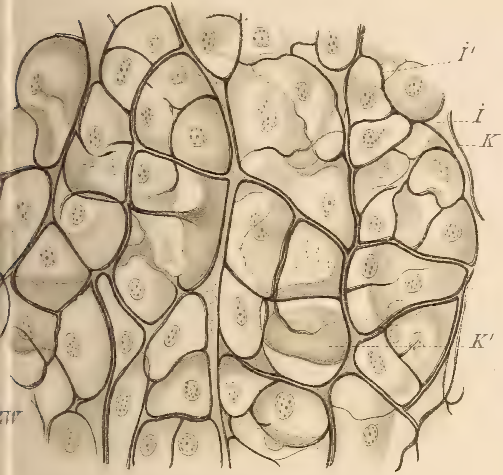


Fig. 30.

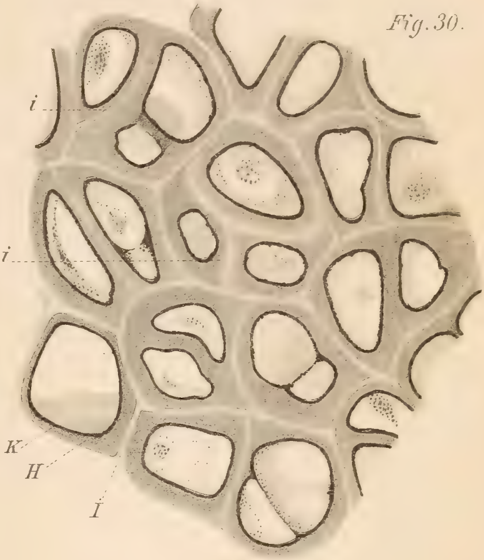


Fig. 27.

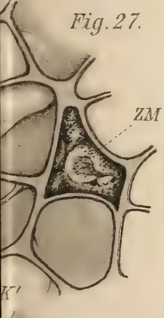


Fig. 32.

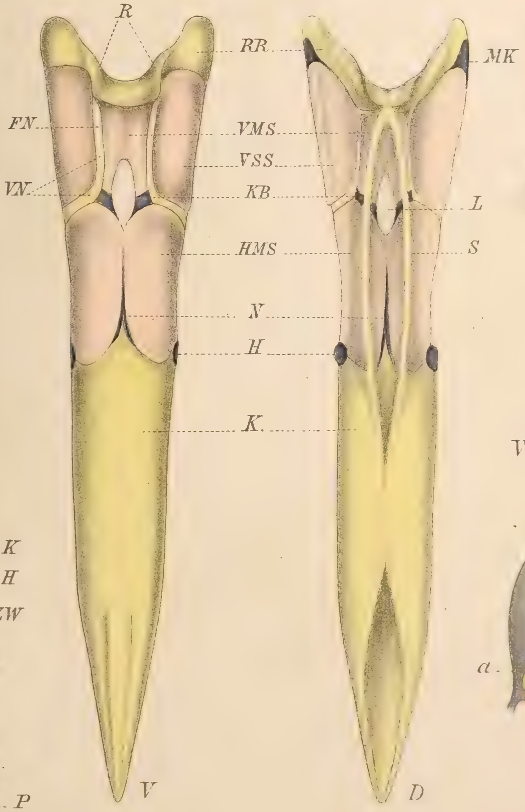

R
RR
FN
VMS
VSS
VN
KB
HMS
N
H
K.
MK
L
S
V
D

Fig. 34.

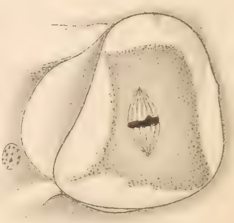


Fig. 28.

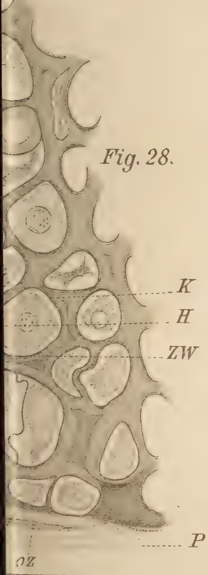
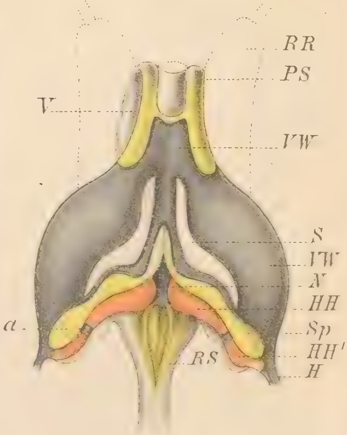


Fig. 33.


RR
PS
V
VW
S
VW
N
HH
a
Sp
HH'
RS
H

ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 18.

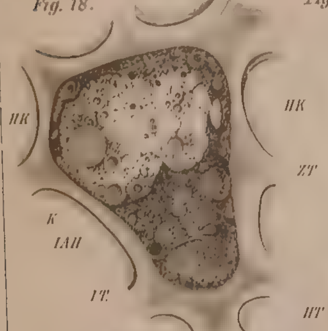

HK
HK
ZT
K
IAH
IT

Fig. 19.

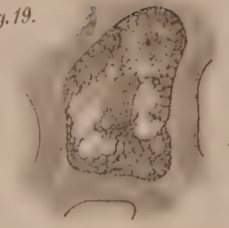


Fig. 20.

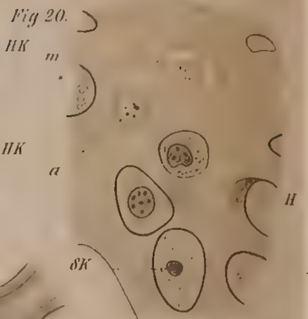


Fig. 21.

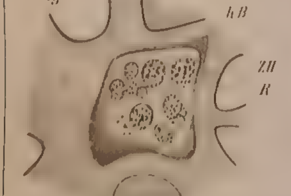


Fig. 22.

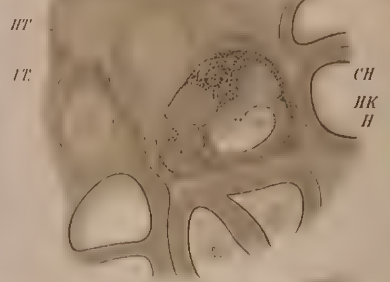


Fig. 29.

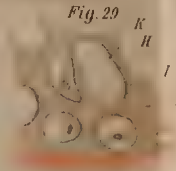


Fig. 23.

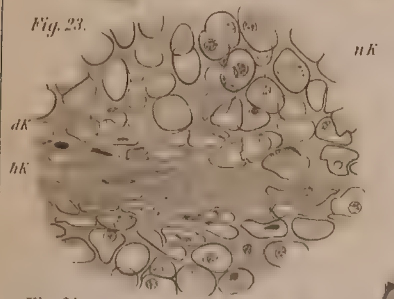


Fig. 31.

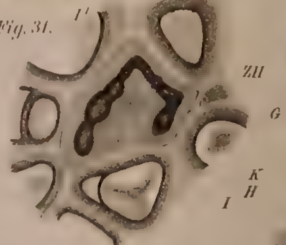


Fig. 27.

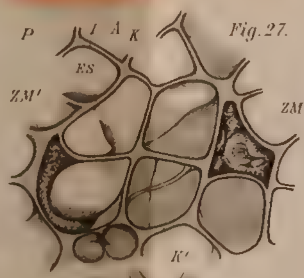

P
I
A
K
ES
ZM'
ZM
K'

Fig. 24.

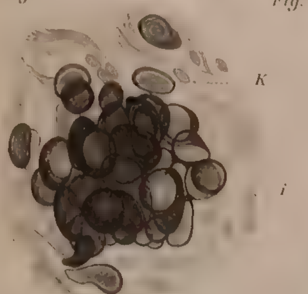


Fig. 25.

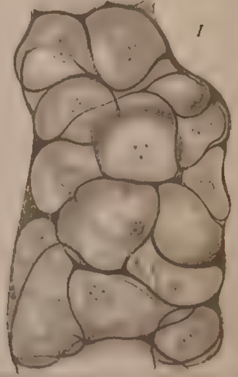


Fig. 28.

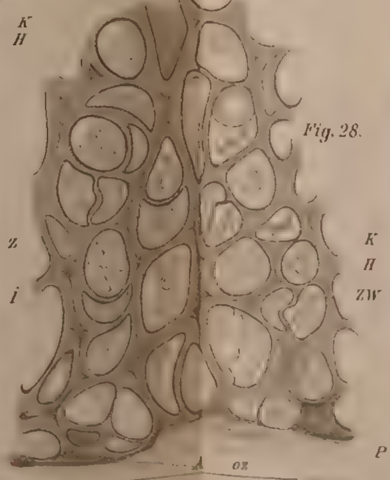

z
i
K
H
ZW
P
A
oz

Fig. 26.

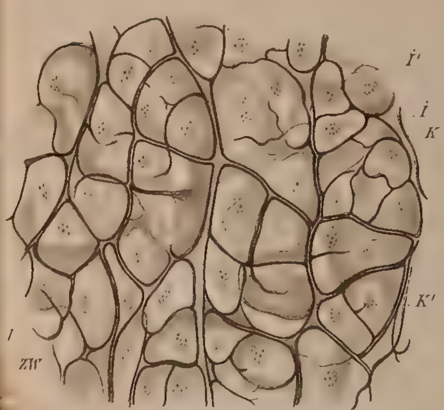


Fig. 30.

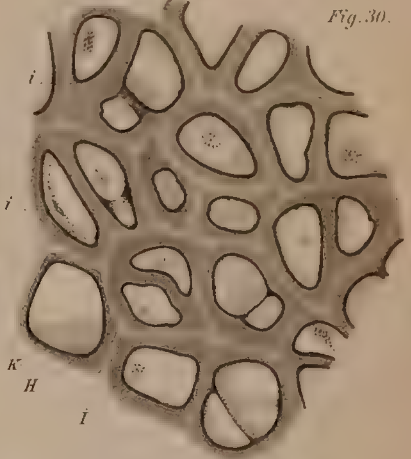


Fig. 32.

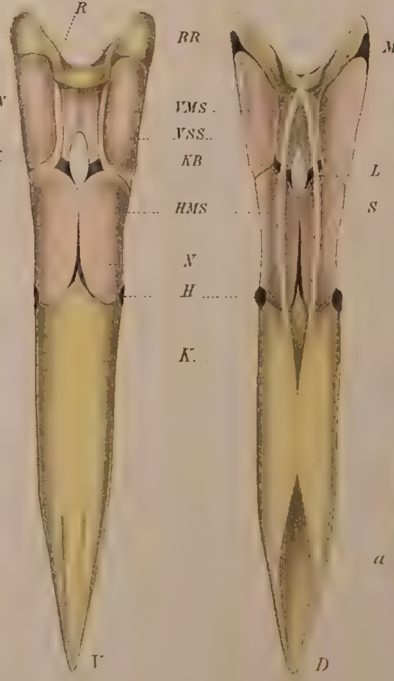

R
RR
MK
FN
VMS
VN
NSS
KB
L
HMS
S
N
H
K
V
D

Fig. 34.

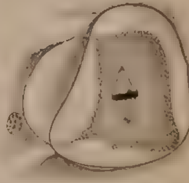
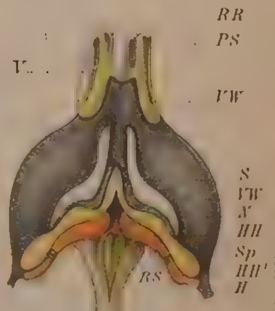


Fig. 33.


RR
PS
V
VW
S
VW
N
HH
Sp
HH'
H
a
RS

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 37.

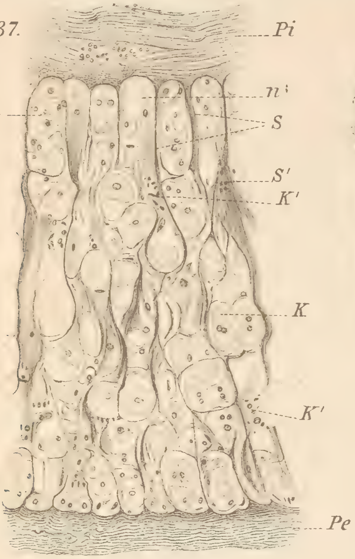

Pi
n'
n
S
S'
K'
K
K'
Pe

Fig. 35.

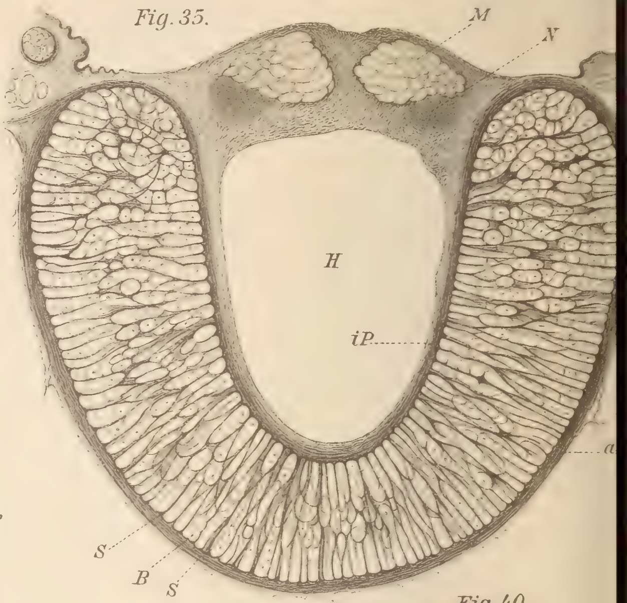


Fig. 36.

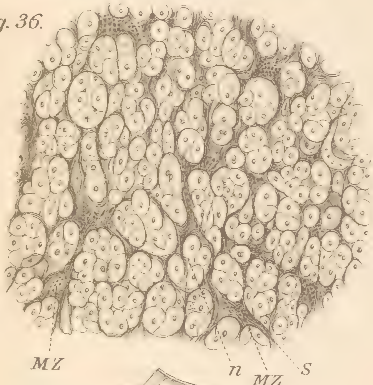


Fig. 38.

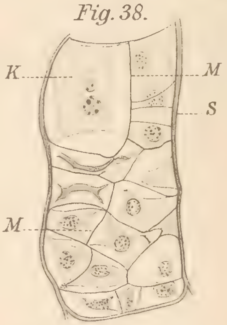


Fig. 40.

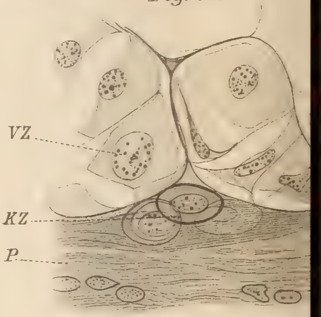


Fig. 39.

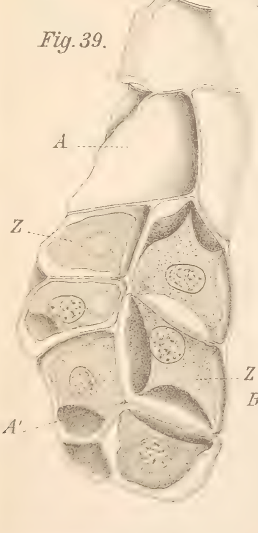


Fig. 42.

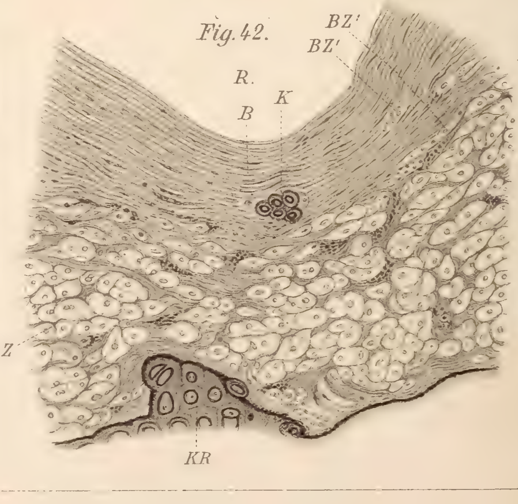

BZ'
BZ'
R.
B
K
BZ
KR

Fig. 48.

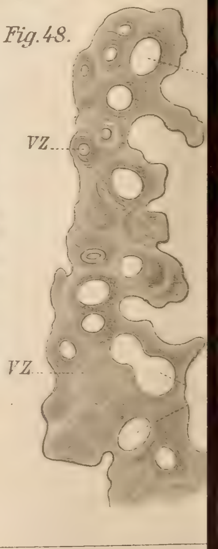


Fig. 41.

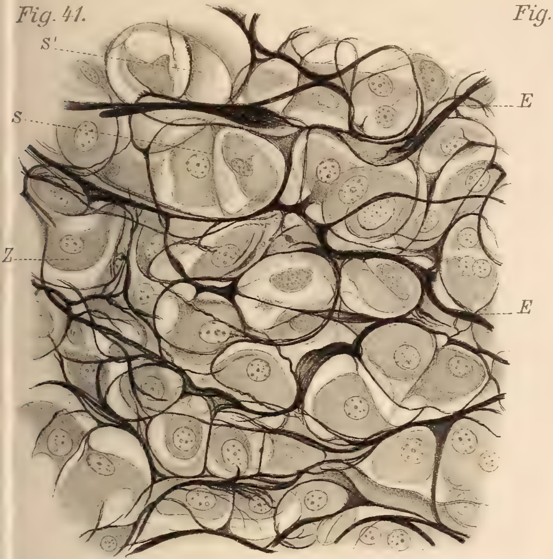


Fig. 43.

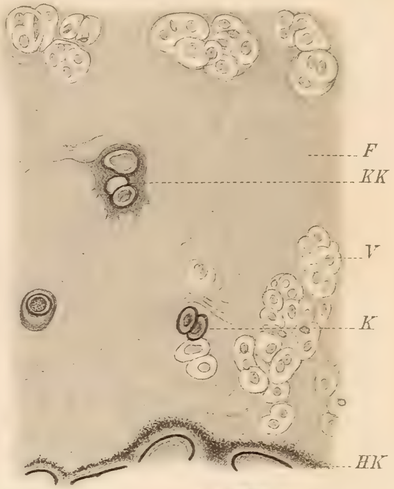
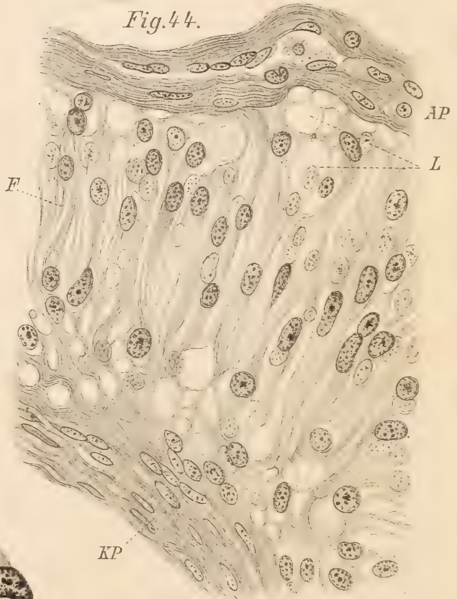
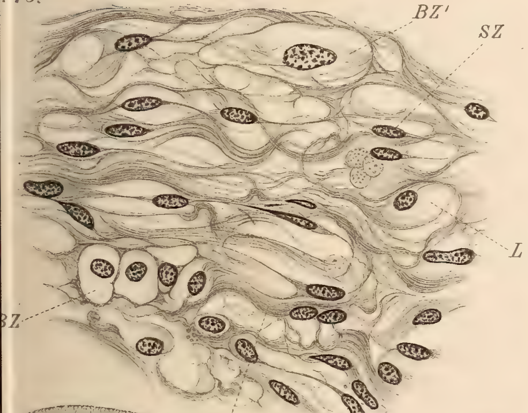
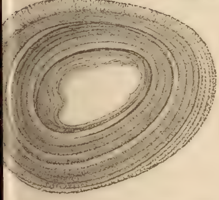


Fig. 44.



.45.





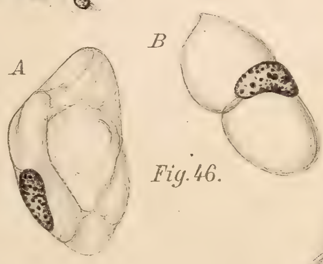


Fig. 46.

Fig. 47.

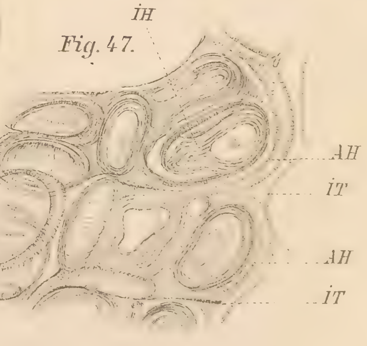
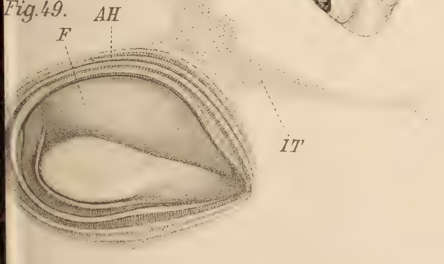

IH
AH
IT
AH
IT

Fig. 49.



nn in Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 37.

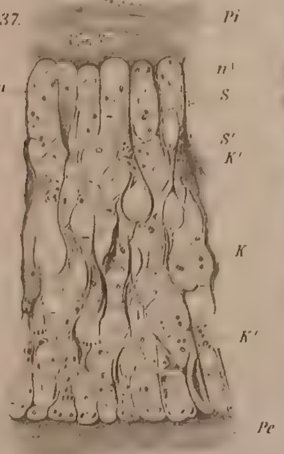

Pi
n'
n
S
S'
K'
K
K'
Pc

Fig. 35.

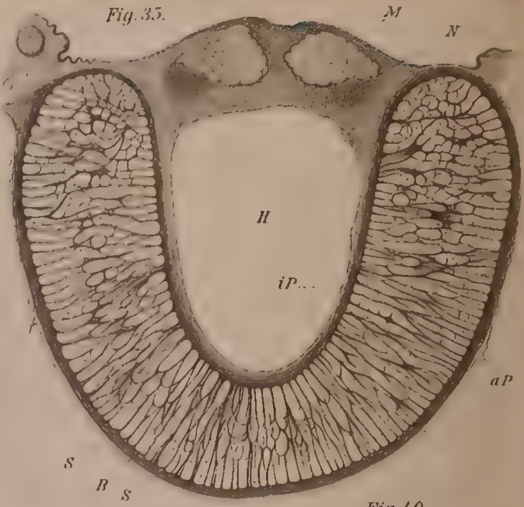

M
N
H
iP
aP
S
B
S

Fig. 36.

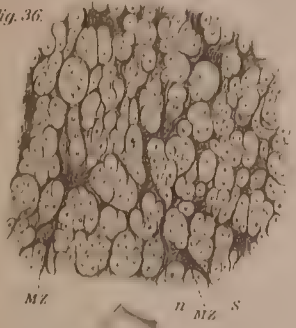


Fig. 38.

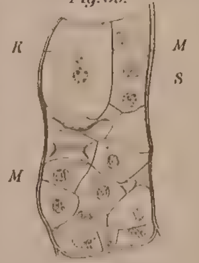


Fig. 40.

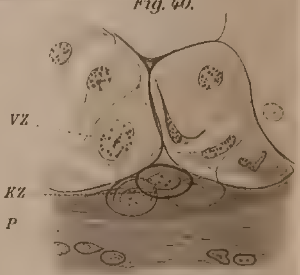


Fig. 39.

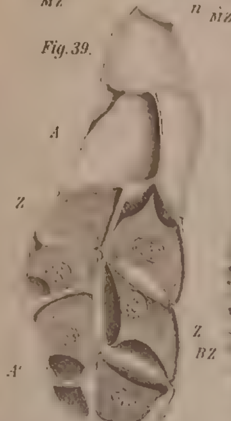


Fig. 42.

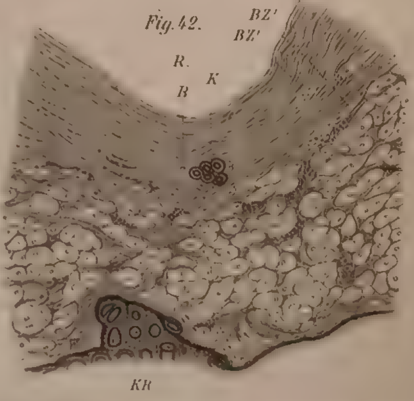


Fig. 48.

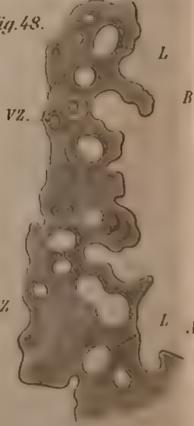


Fig. 41.

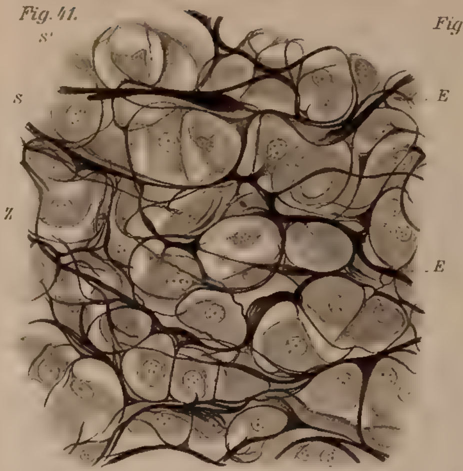


Fig. 43.

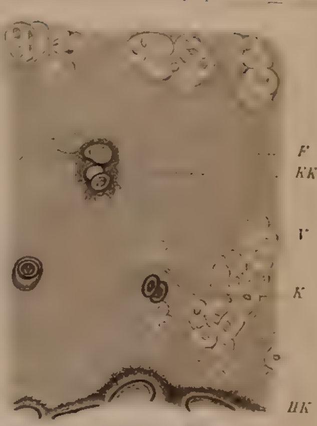


Fig. 45.

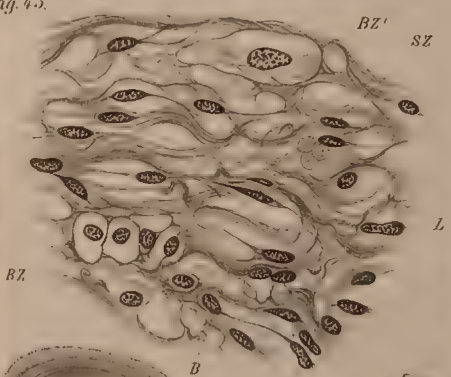


Fig. 44.

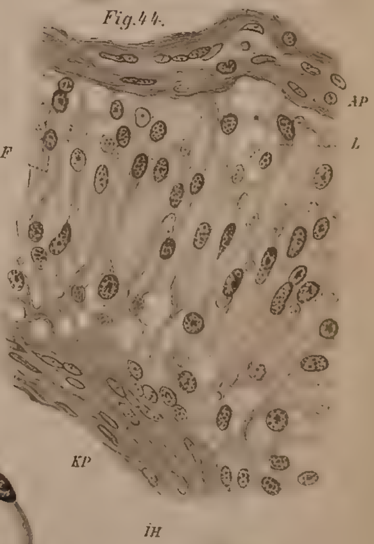


Fig. 46.

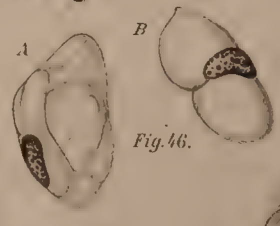


Fig. 49.

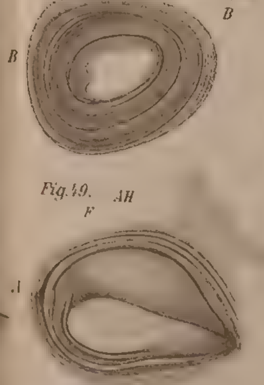
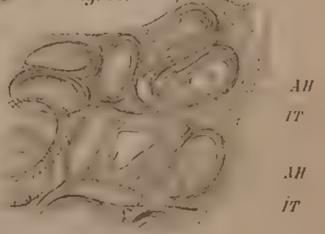
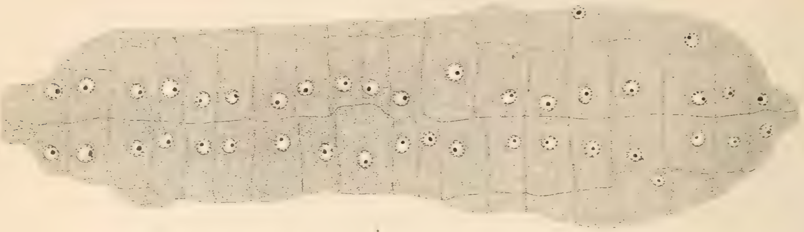


Fig. 47.

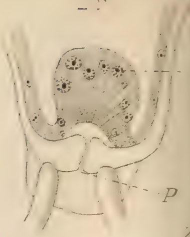


Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

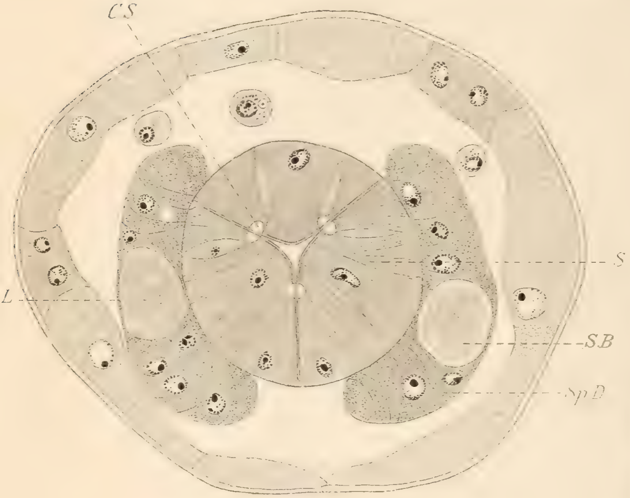
1.



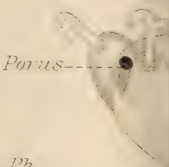
2a



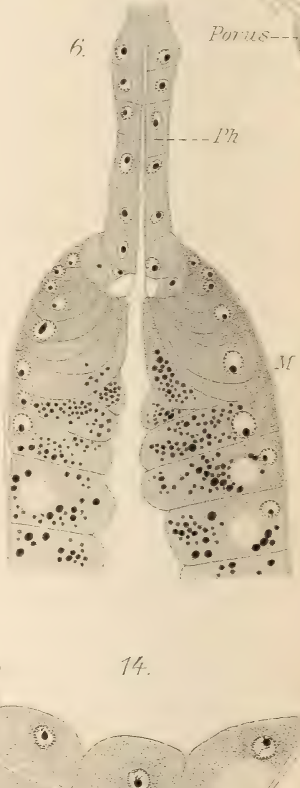
5.



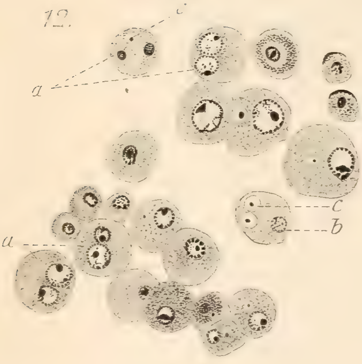
2b



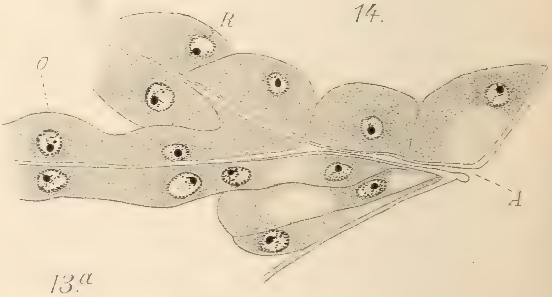
6.



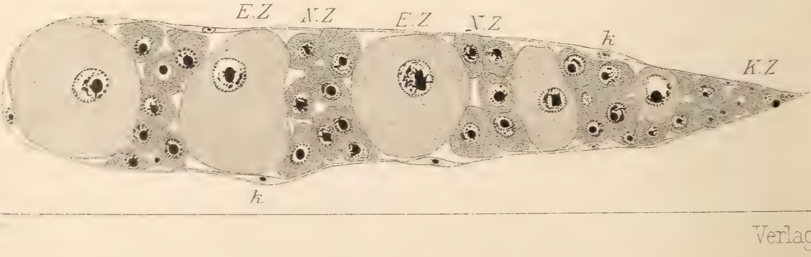
12.



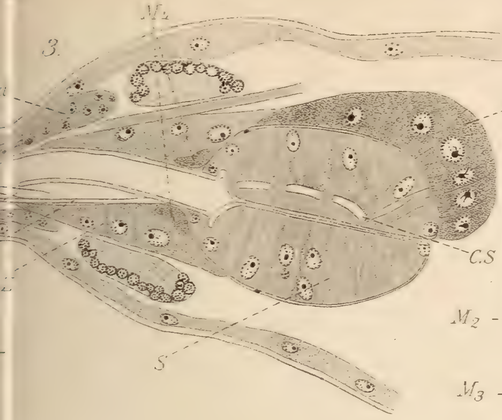
14.



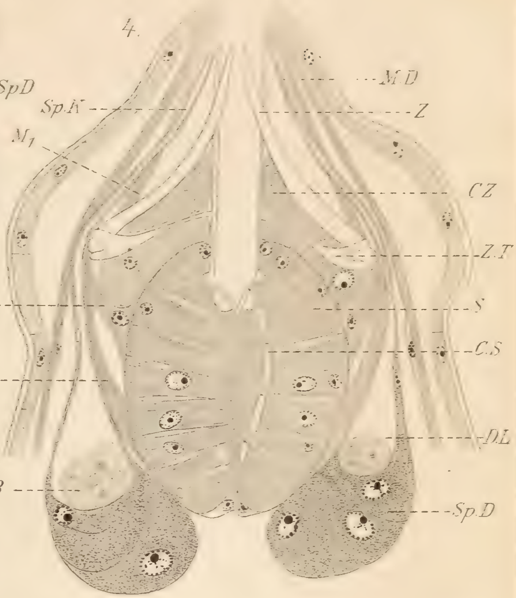
13.a

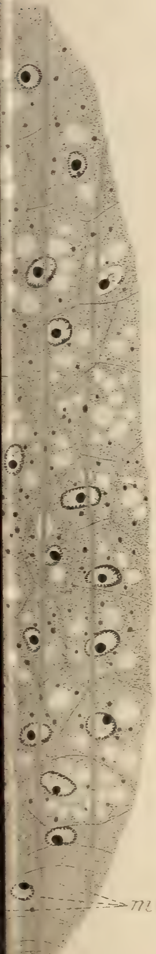

E.Z
N.Z
E.Z
N.Z
k
K.Z
k

3.

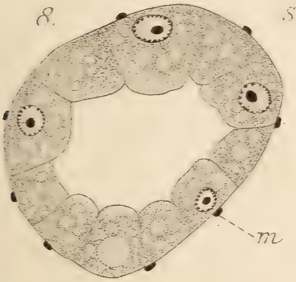


4.

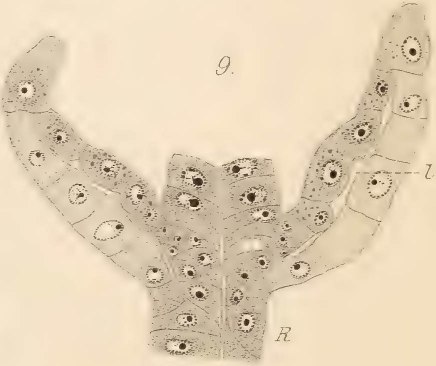

M.D
Sp.K
Z
M1
CZ
Z.T
M2
S
C.S
M3
DL
S.B
Sp.D



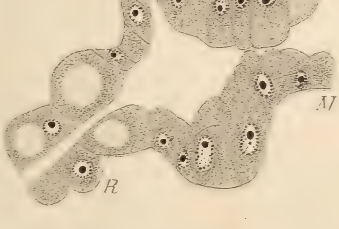
8.



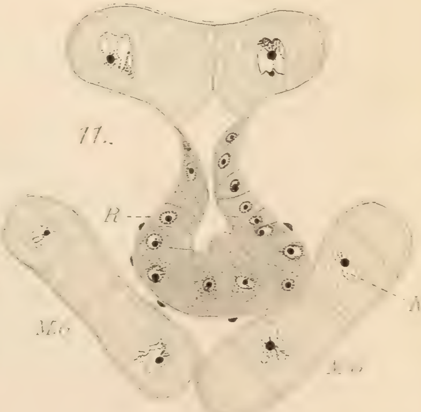
9.



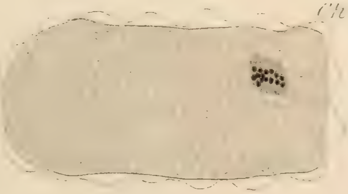
10.



11.



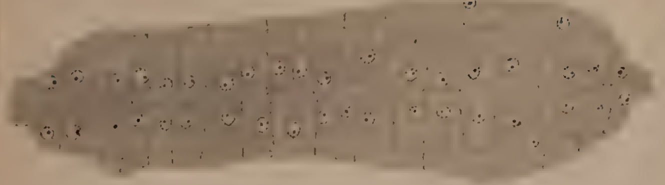
13b.



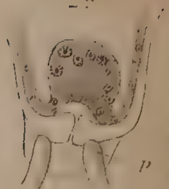
nn in Leipzig

Lith.Anst.v.

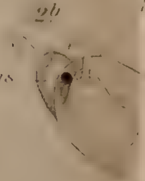
1.



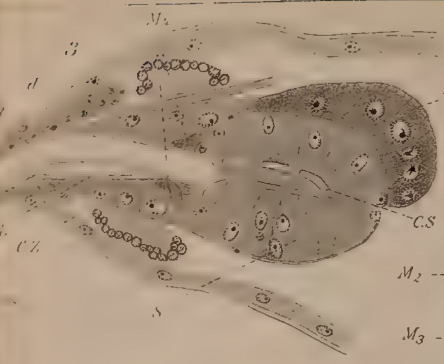
2a



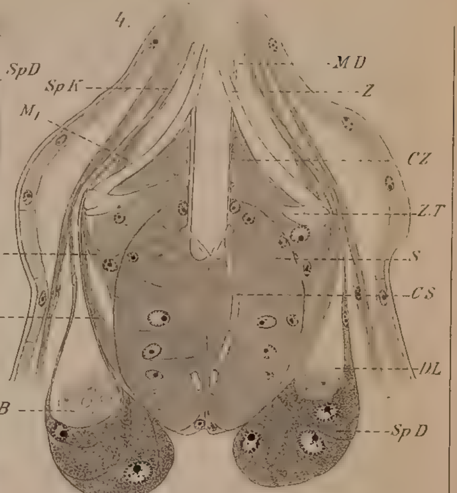
2b



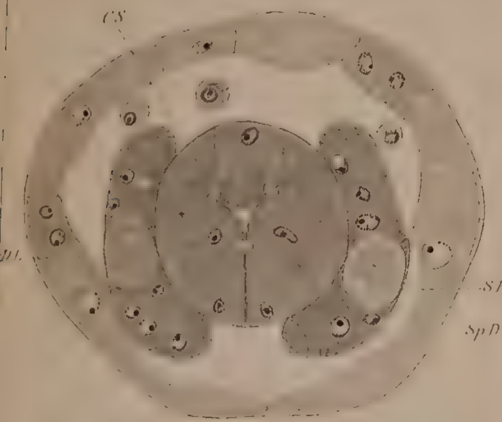
3


ED
d
Mu
p
l
CZ
S
SpD
CS

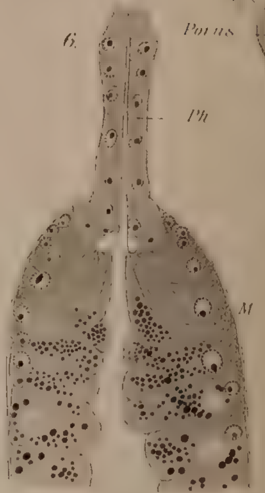
4.


MD
SpK
Z
M1
CZ
Z.T
M2
S
CS
M3
DL
S.B
SpD

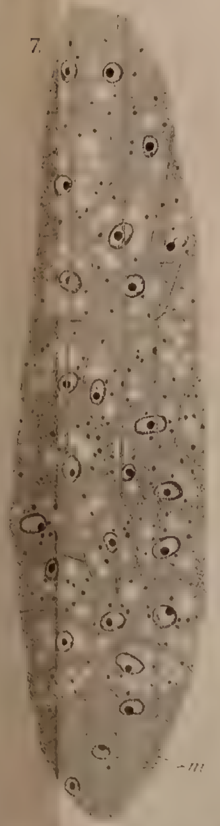
5.


CS
DL
S
SB
SpD

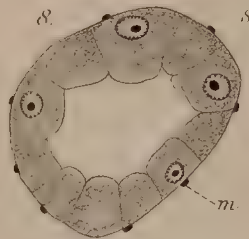
6.



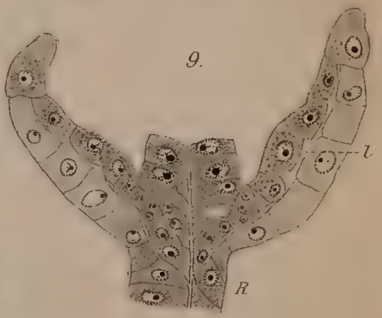
7.



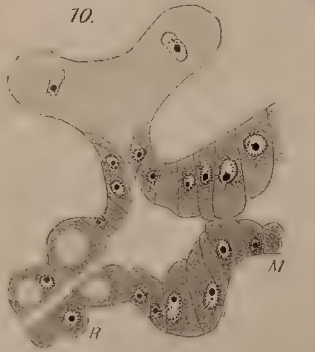
8.



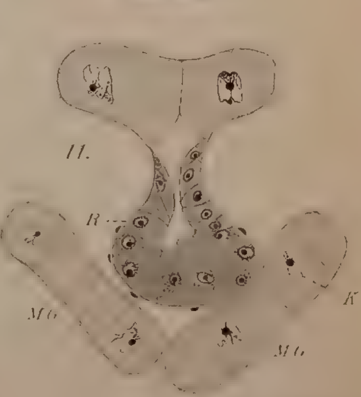
9.



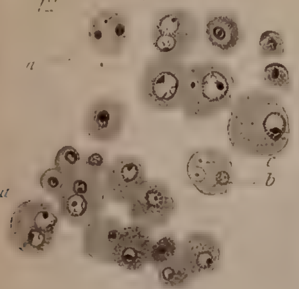
10.



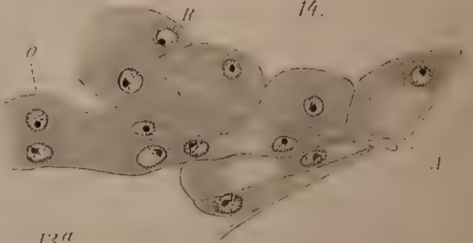
11.



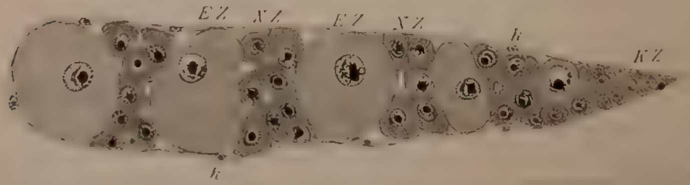
12.



14.

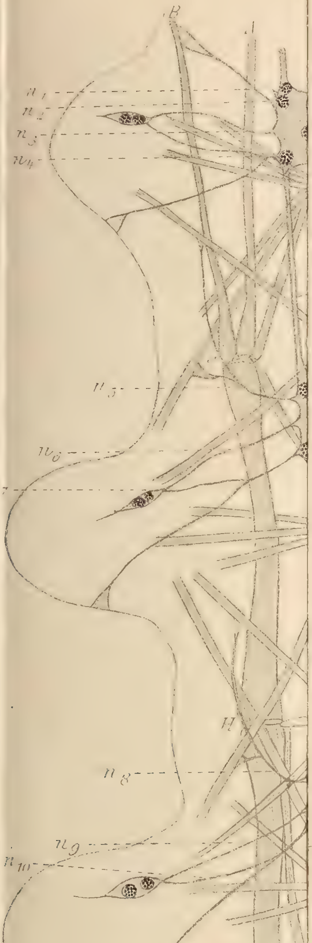


13a

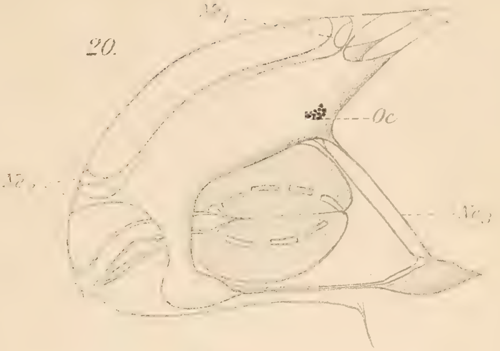

EZ
NZ
EZ
NZ
k
KZ
k

13b

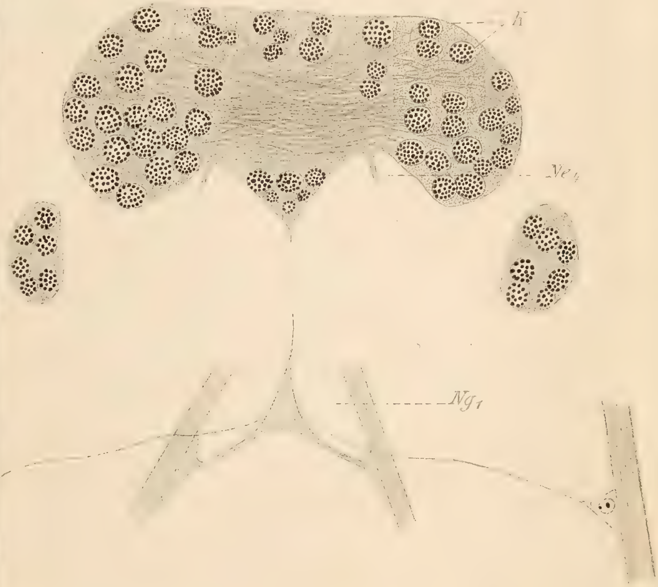
1.


B
n1
n2
n3
n4
n5
n6
n8
H
n9
n10
L

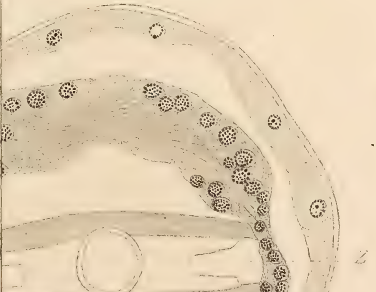
20.


Ne1
Oc
Ne2
Ne3

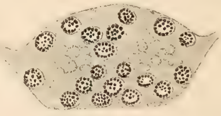
21.



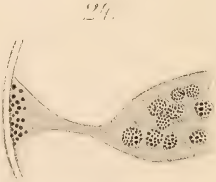
22.



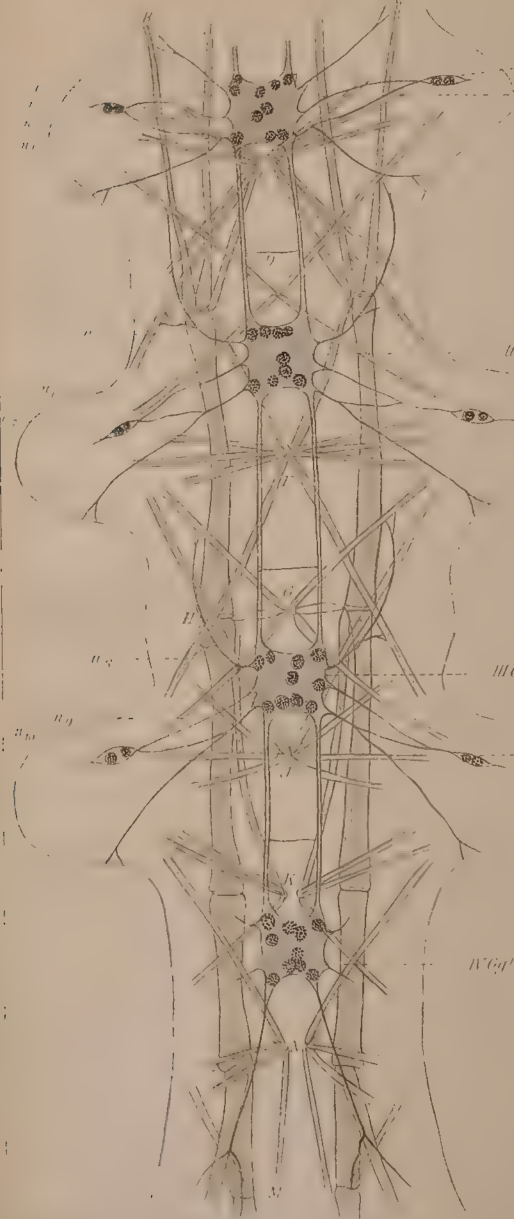
23.



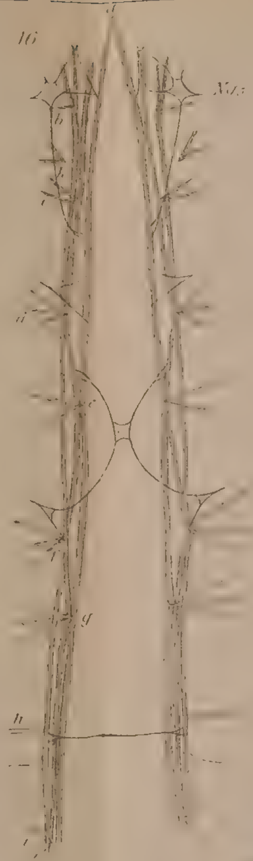
24.



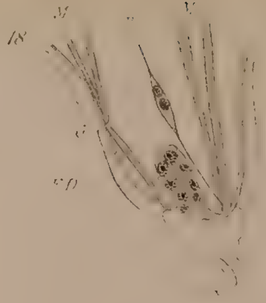
15.


Nq₂
IGgl
IIGgl
Nq₃
IIIGgl
Nq₄
IVGgl
M

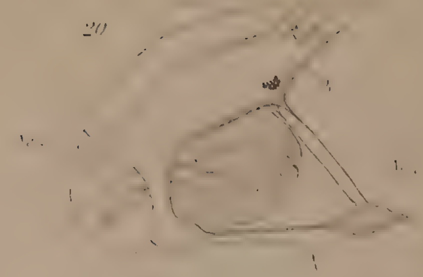
16.



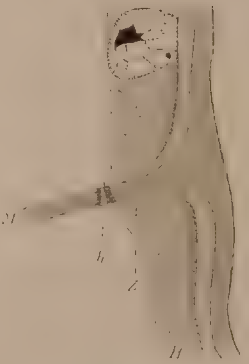
18.



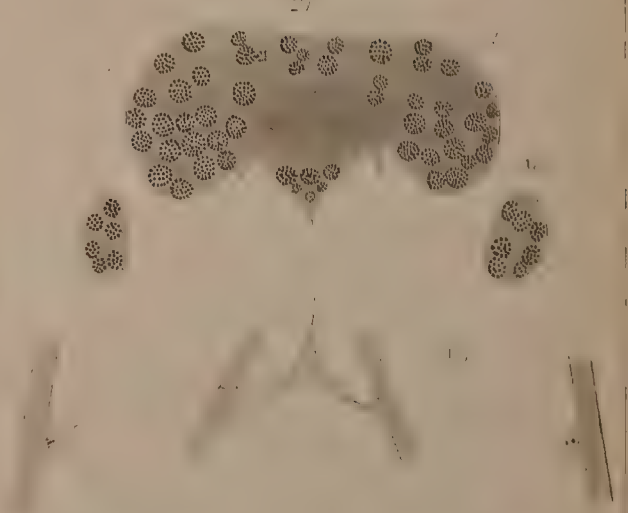
20.



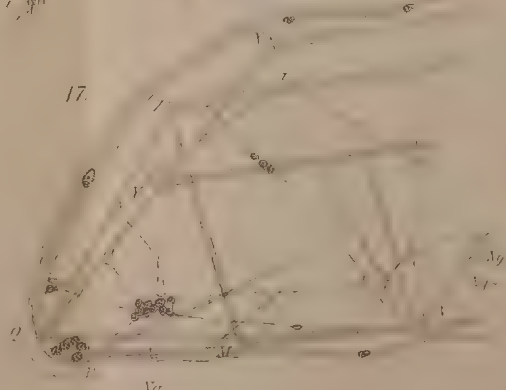
19.



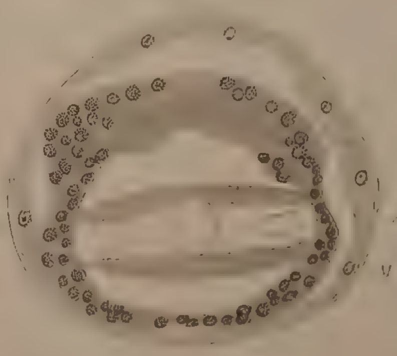
21.



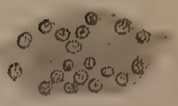
17.



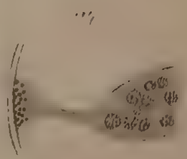
22.



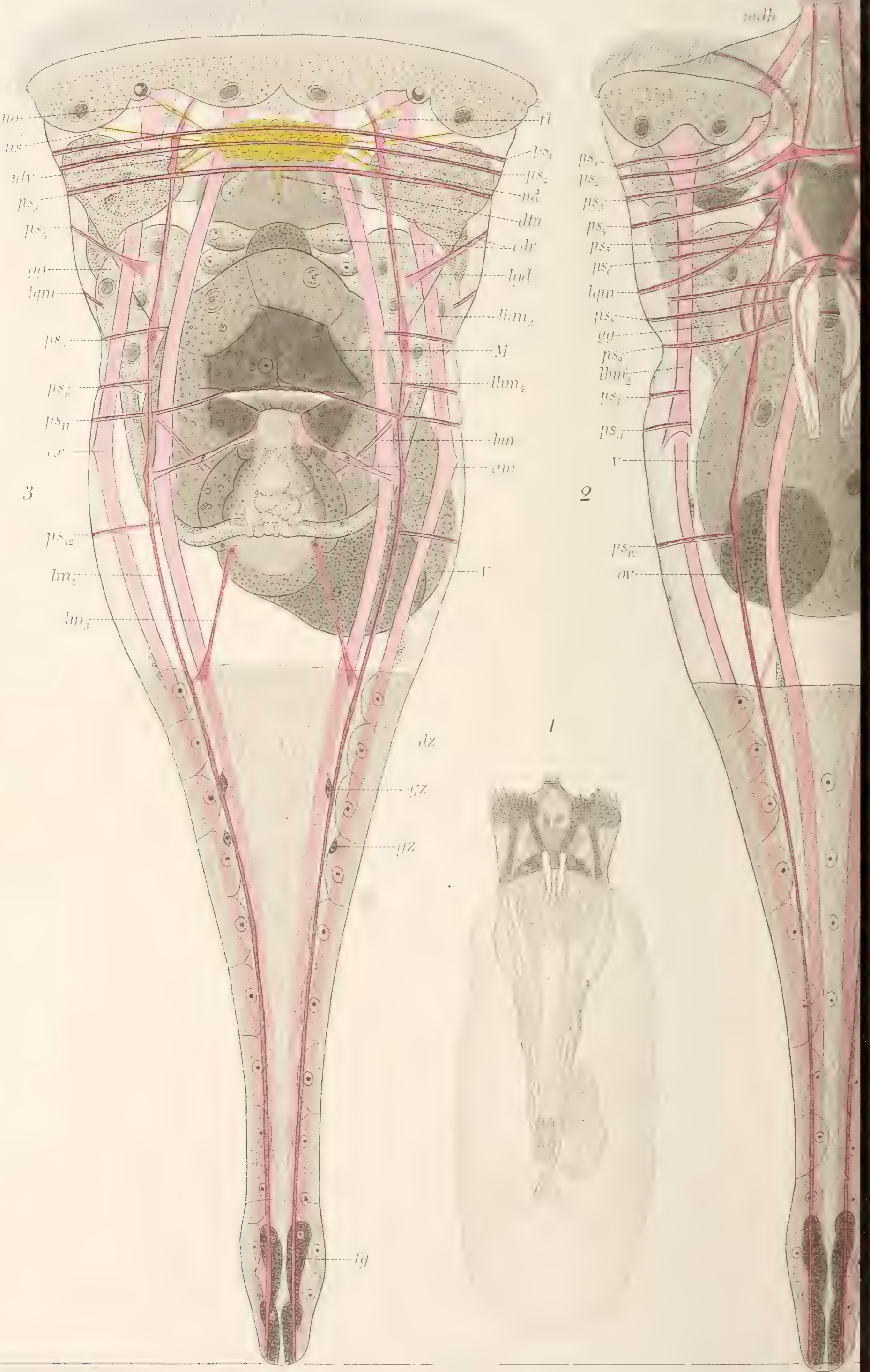
23.

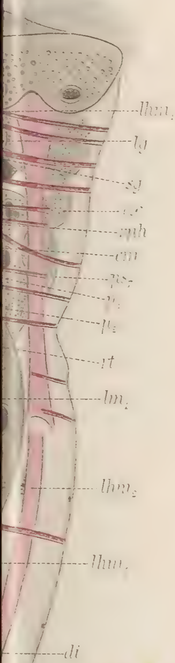


24.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig


3
no
ns
dlv
ps3
ps4
gg
lqm
ps7
ps9
ps11
cr
ps12
lm2
lm3
fl
ps1
ps2
nd
dtn
dr
lgd
llm3
M
llm4
bm
am
V
dz
gz
gz
fg
2
mdh
ps1
ps2
ps3
ps4
ps5
ps6
lqm
ps8
gg
ps9
llm'2
ps10
ps11
V
ps12
ov
1

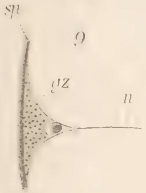


lhm_1
lg
sg
mh
cm
ps_1
p_1
p_2
rt
lm_1
lhm_2
lhm_1
di
lz

4

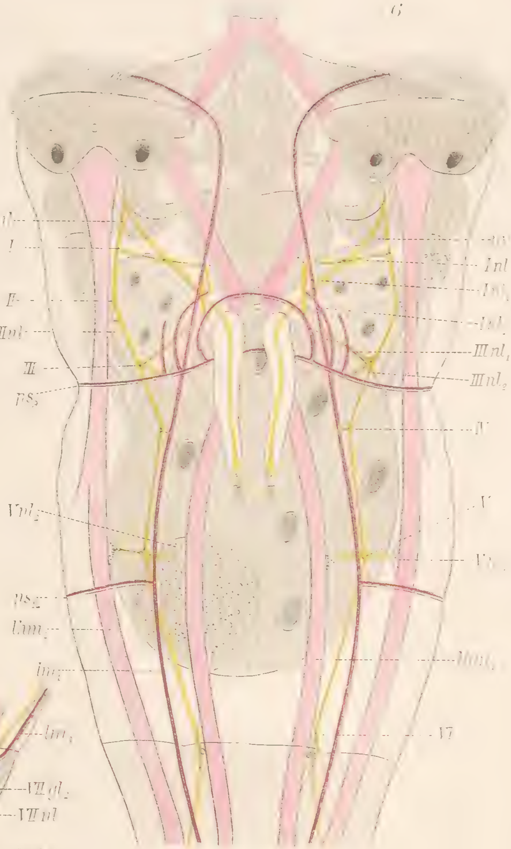
mk

9



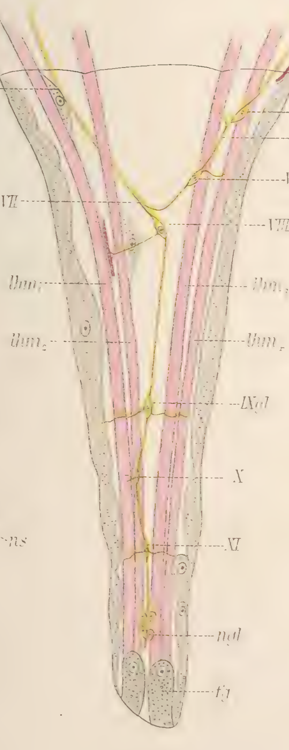
sp
gz
n

6



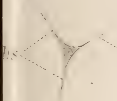
nl
I
II
IInl
III
ps_3
Vnl_2
ps_4
lhm_2
lm_1
ov
Inl
Inl_1
Inl_2
$IIInl_1$
$IIInl_2$
IV
V
Vl
lhm_1
VI

7



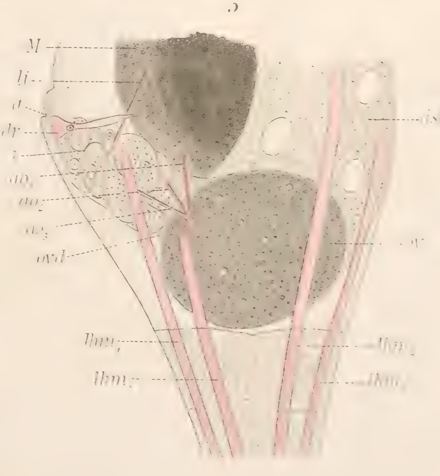
VI
VII
lhm_1
lhm_2
lm_1
$VIIgl_2$
VIInl
$VIIgl_1$
VIIIgl
lhm_1
lhm_2
IXgl
X
XI
ngl
tg

8

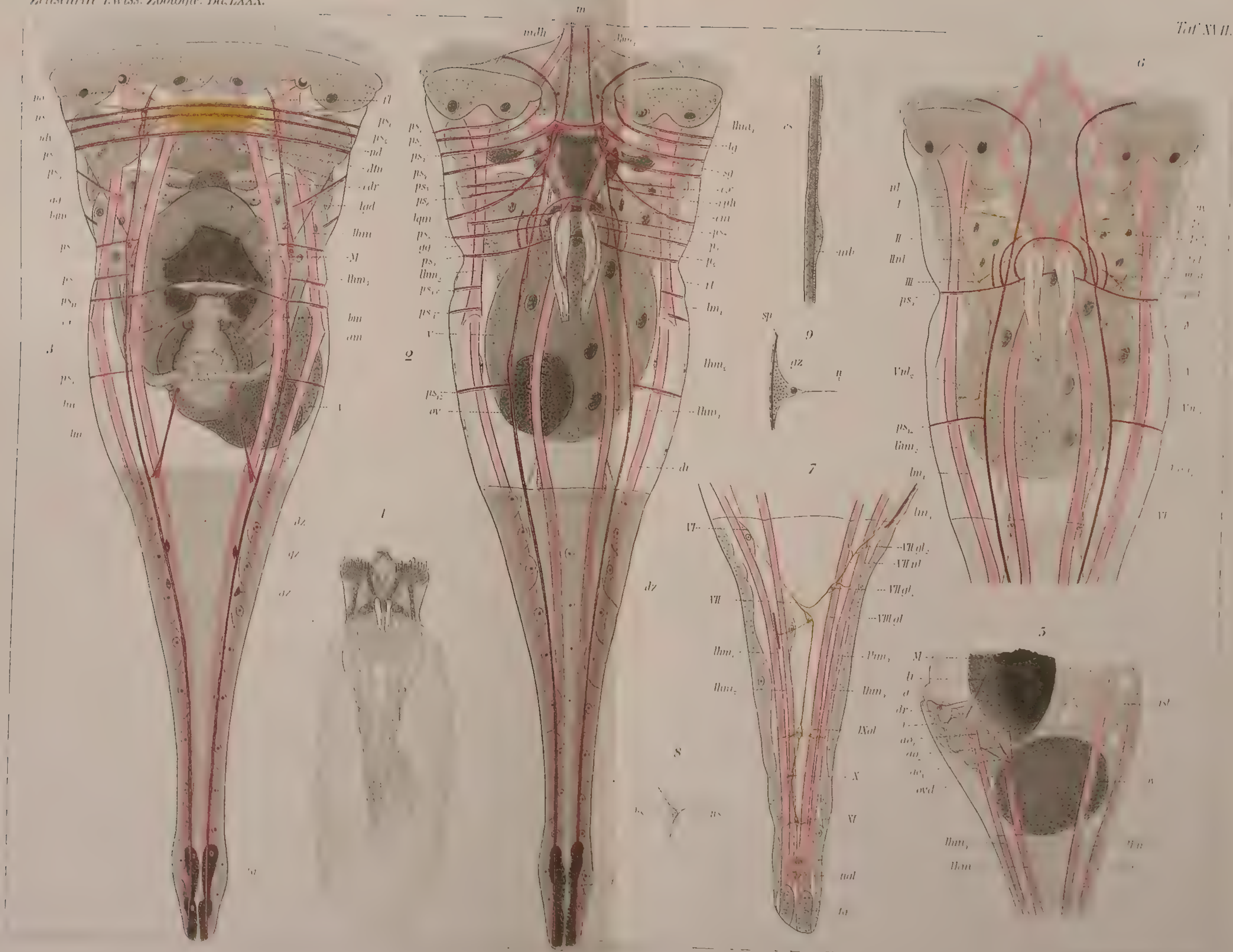


bs
ns

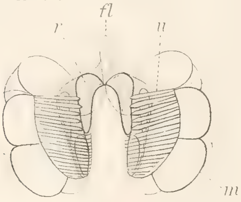
5



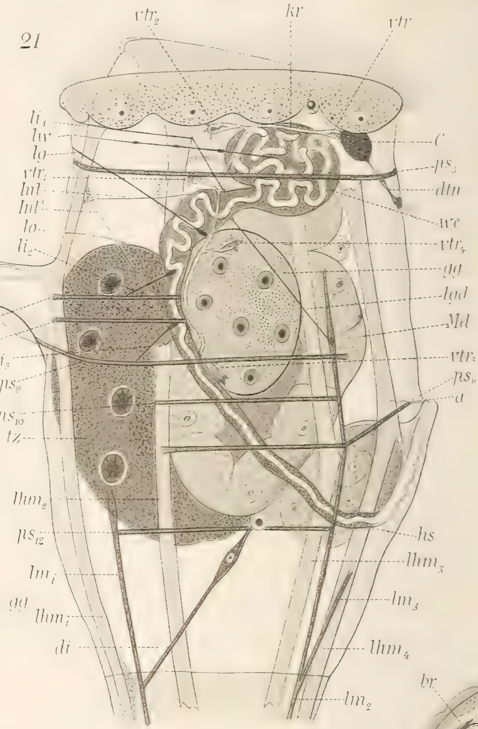
M
li
d
dr
i
ao_1
ao_2
ao_3
ovd
ist
ov
lhm_1
lhm_2
lhm_1
lhm_2


1
2
3
4
5
6
7
8
9
m
mdh
ps
pl
nd
dm
dr
lqd
lqm
lbm
M
lbm,
bm
am
lm
dz
d
lg
sg
ph
v
gg
ov
mb
sp
gz
VI
VII
VII gl,
VII gl
VII nl
lbm,
IX gl
X
XI
tnl
ta
nl
I
II
III
Vnl
ps,
lm,
M
lt
dr
ovd
lbm
st

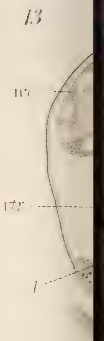
17



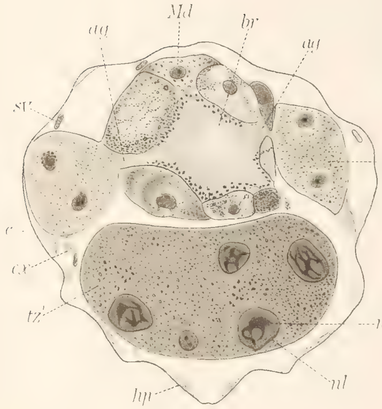
21


vtr₂
kr
vtr
li₁
lw
lg
vtr₃
lnl
lnl'
lo
li₂
rt
nv
ps₇
ps₈
li₃
ps₉
ps₁₀
tz
lhm₂
ps₁₂
lm₁
lhm₁
di
c
ps₃
dtn
we
vtr₄
gg
lgd
Md
vtr₅
ps₁₁
a
hs
lhm₃
lm₃
lhm₄
lm₂

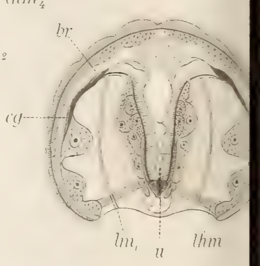
13



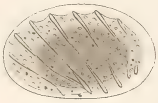
16


Md
ag
br
ag
sv
gg
c
cx
tz'
nls
nl
hp

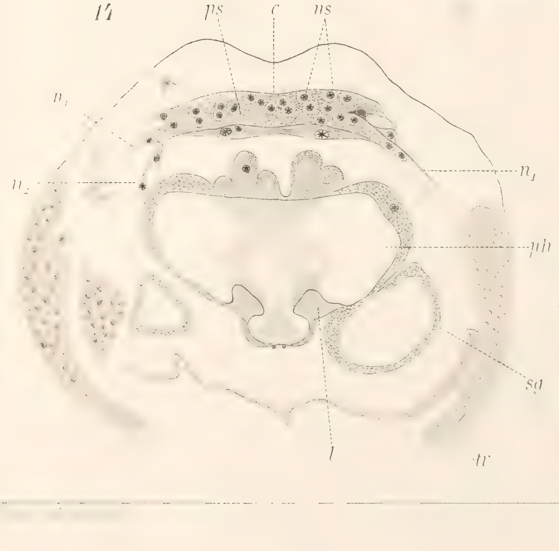
10


br
cg
lm₁
u
lhm

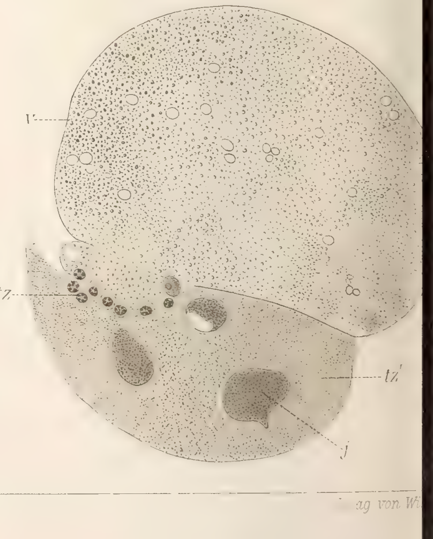
19

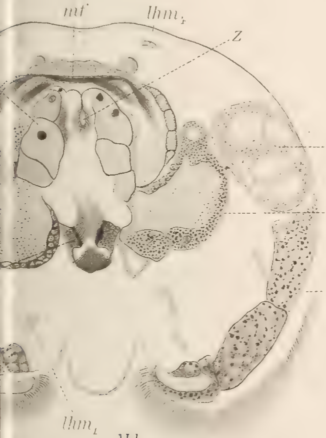


14

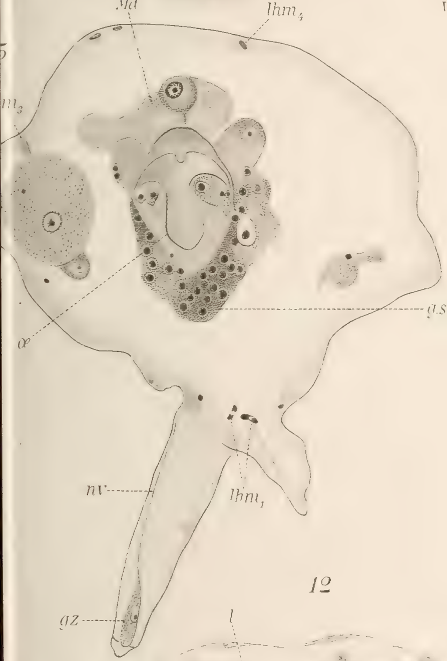

ps
c
ns
n₁
n₁
n₂
ph
sg
l
tr

18

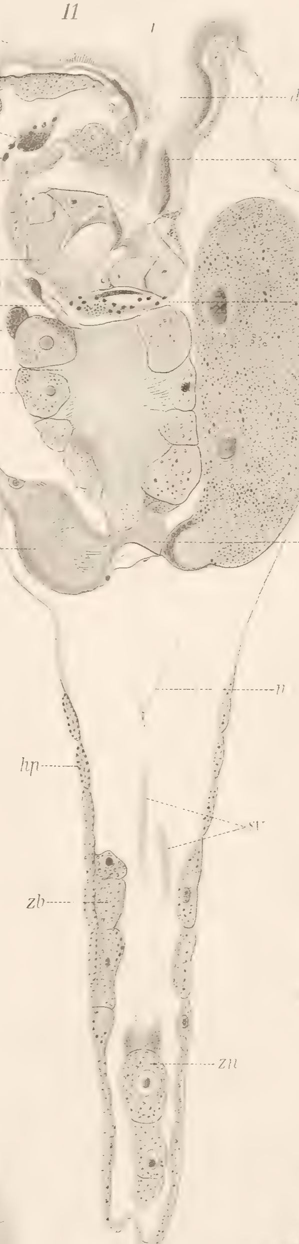



mt
lhm_1
z
wt
sg
tr
lhm_1

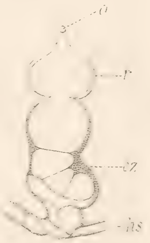
5


Md
lhm_4
m_3
œ
g.sb-oc
nv
lhm_1
gz

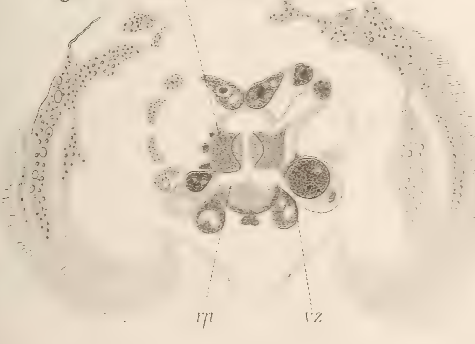
11


cg
Tf1
c
mG
Tg
Tf2
dt
ph
œ
zz
br
Md
a
ve
r
cx
i
du
rp
lhm_1
bm
xt
bn
g.sb-oc
tz
ovd
n
hp
sv
zb
zu

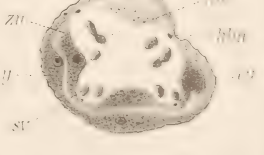
22


o
r
cz
hs

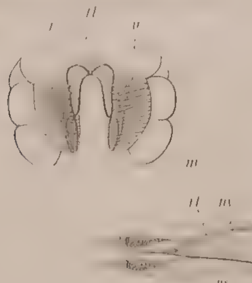
12


l
rp
vz

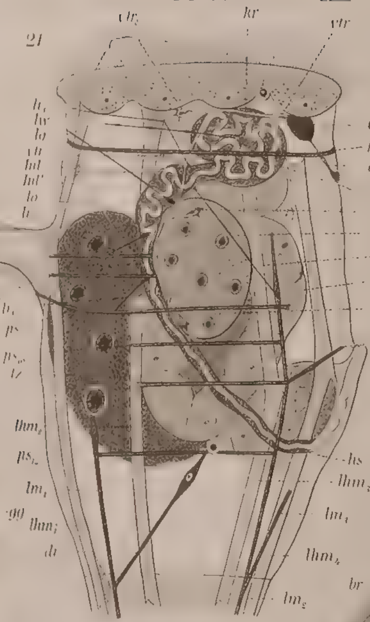
20


zu
mb
lhm
hy
sv

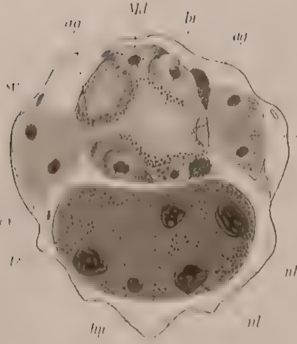
17



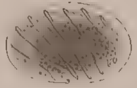
21


vtr
kr
vtr
li
lw
lo
vh
lul
lul'
lo
lt
C
ps
dtn
we
vtr
gg
lod
Md
vtr
ps
a
ps
tlm
ps
lm
tlm
di
hs
tlm
lm
tlm
lm

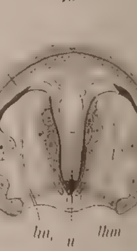
16


Md
bi
gg
gg
gg
nls
nl
hp

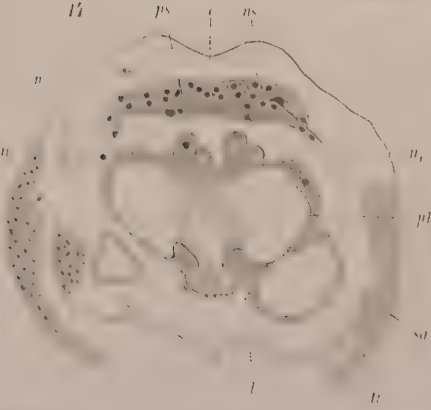
19



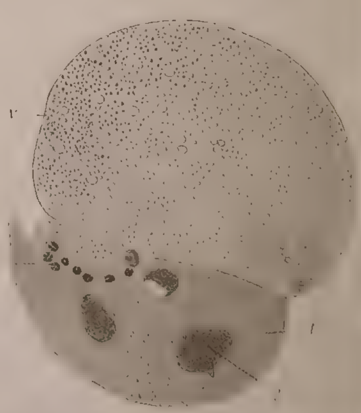
10


br
cg
lm
u
tlm

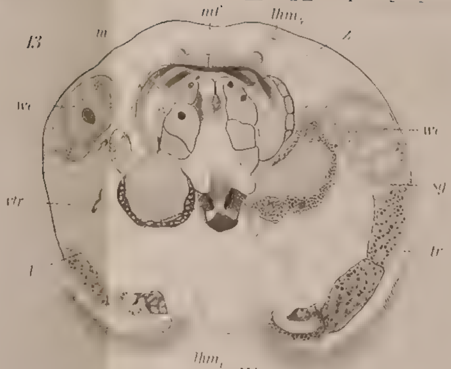
14


ps
ns
n
n
n
ph
sd
l
tz

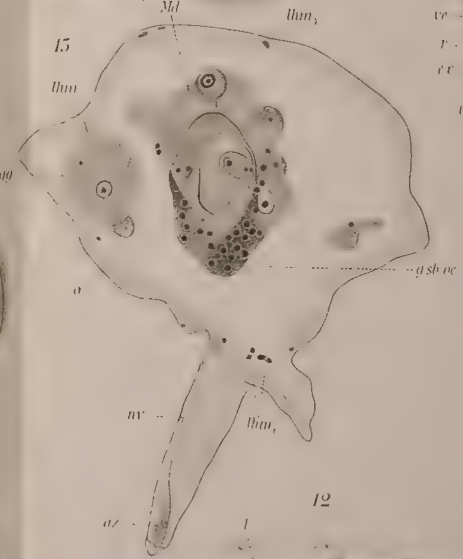
18



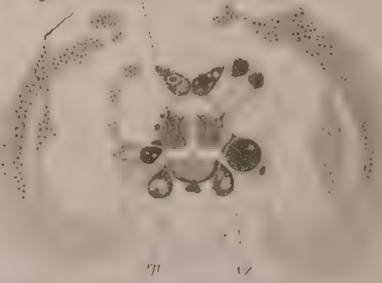
13


md'
tlm
m
we
we
sg
vtr
tr
l
tlm

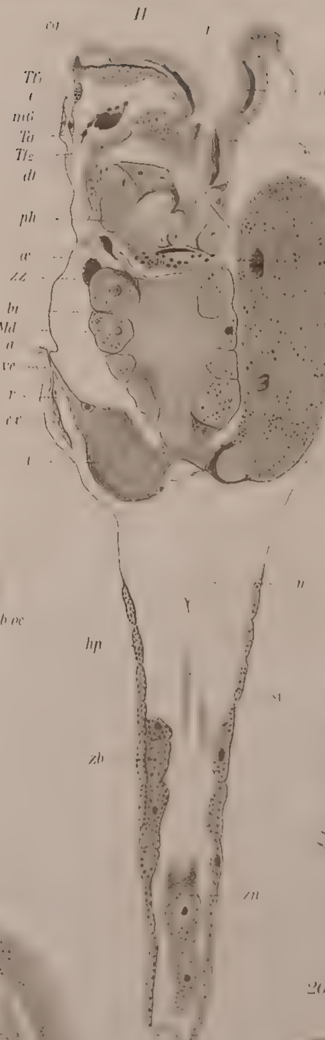
15


Md
tlm
tlm
gg
a
gsb oe
mr
tlm
az

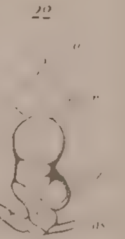
12



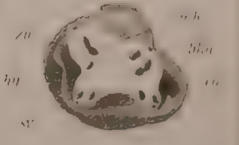
11

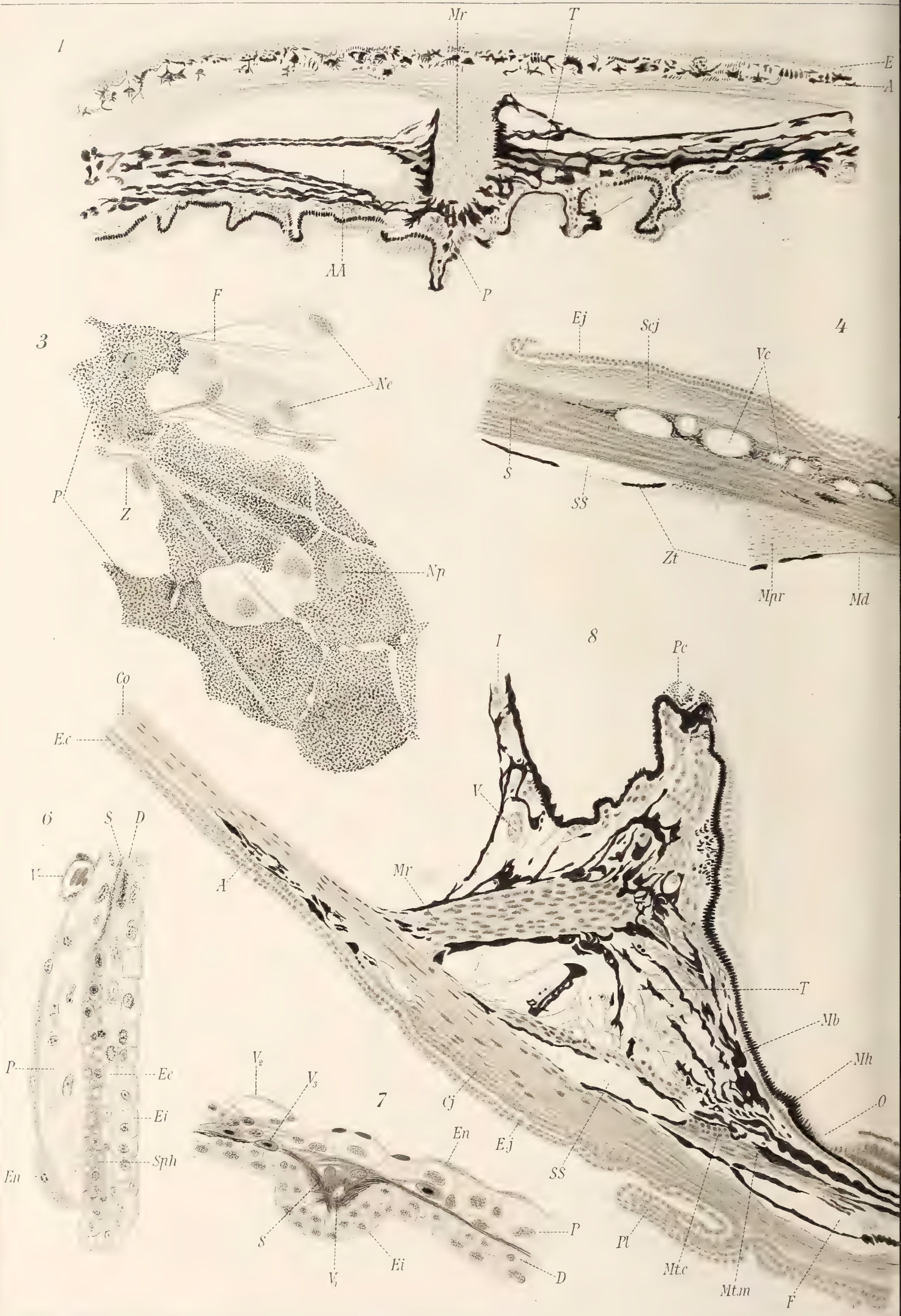

ca
Tf
mG
To
Tfz
dt
ph
bi
Md
a
ve
r
cr
l
du
tlm
lm
ovd
hp
zb
zn
n

22

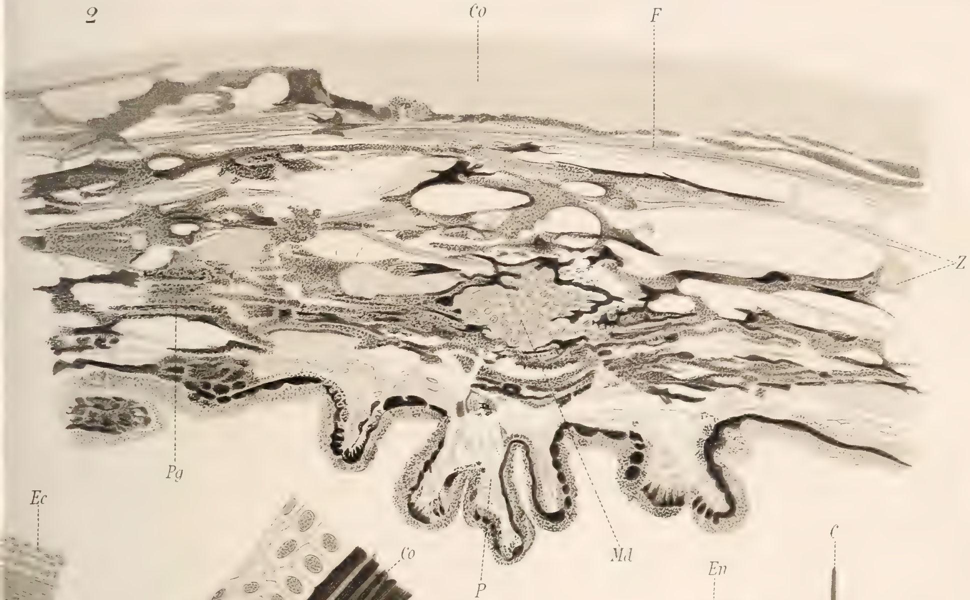


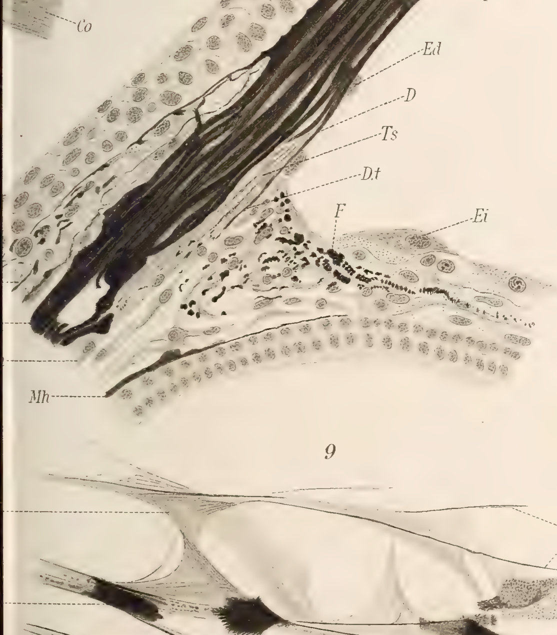
20



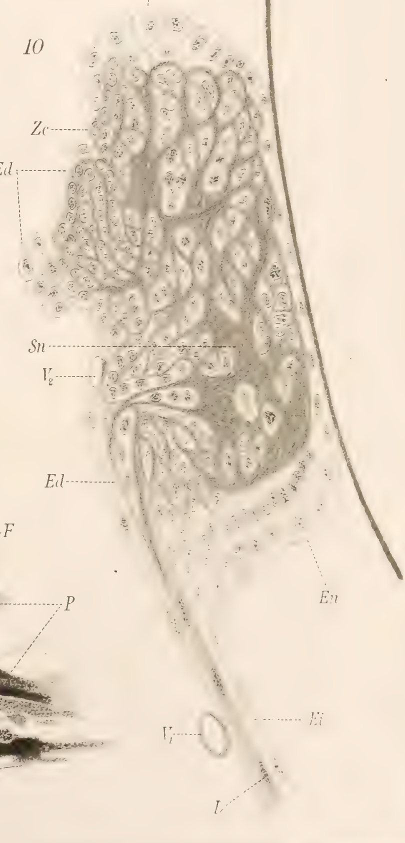

1
Mr
T
E
A
AA
P
3
F
Ne
P
Z
Np
4
Ej
Scj
Vc
S
SS
Zt
Mpr
Md
8
I
Pc
Co
Ec
V
Mr
A
6
S
D
V
P
Ec
Ei
Sph
En
T
Mb
Mh
O
Cj
Ej
SS
7
V₂
V₃
En
P
S
Ei
V₁
D
Pl
Mt.c
Mt.m
F

2

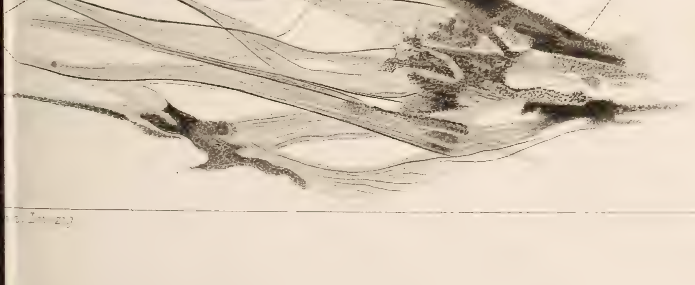



Ec
Co
Co
Ed
D
Ts
Dt
F
Ei
Mh

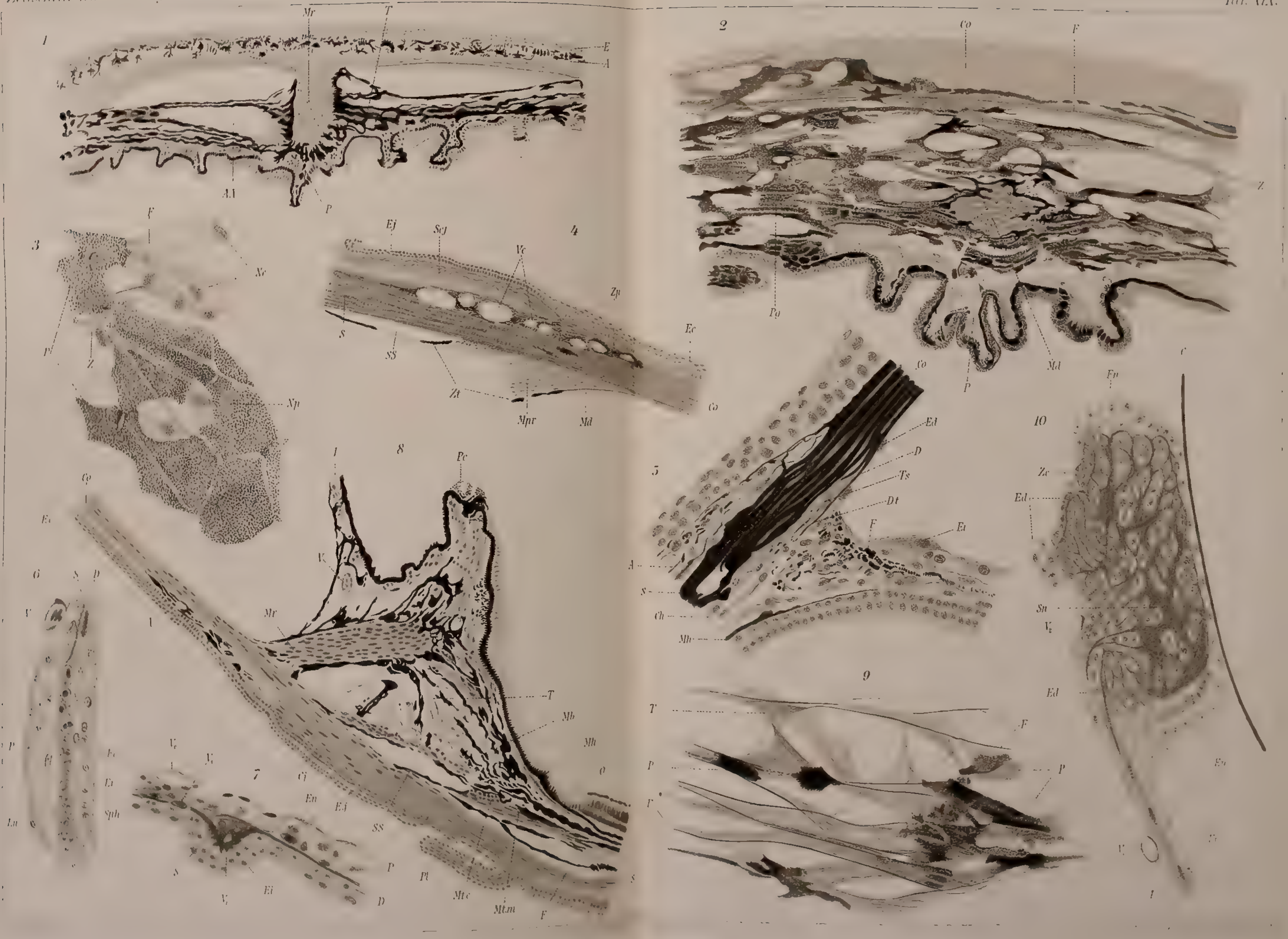
10


C
En
Zc
Ed
Sn
V2
Ed
En
Ei
V1
L

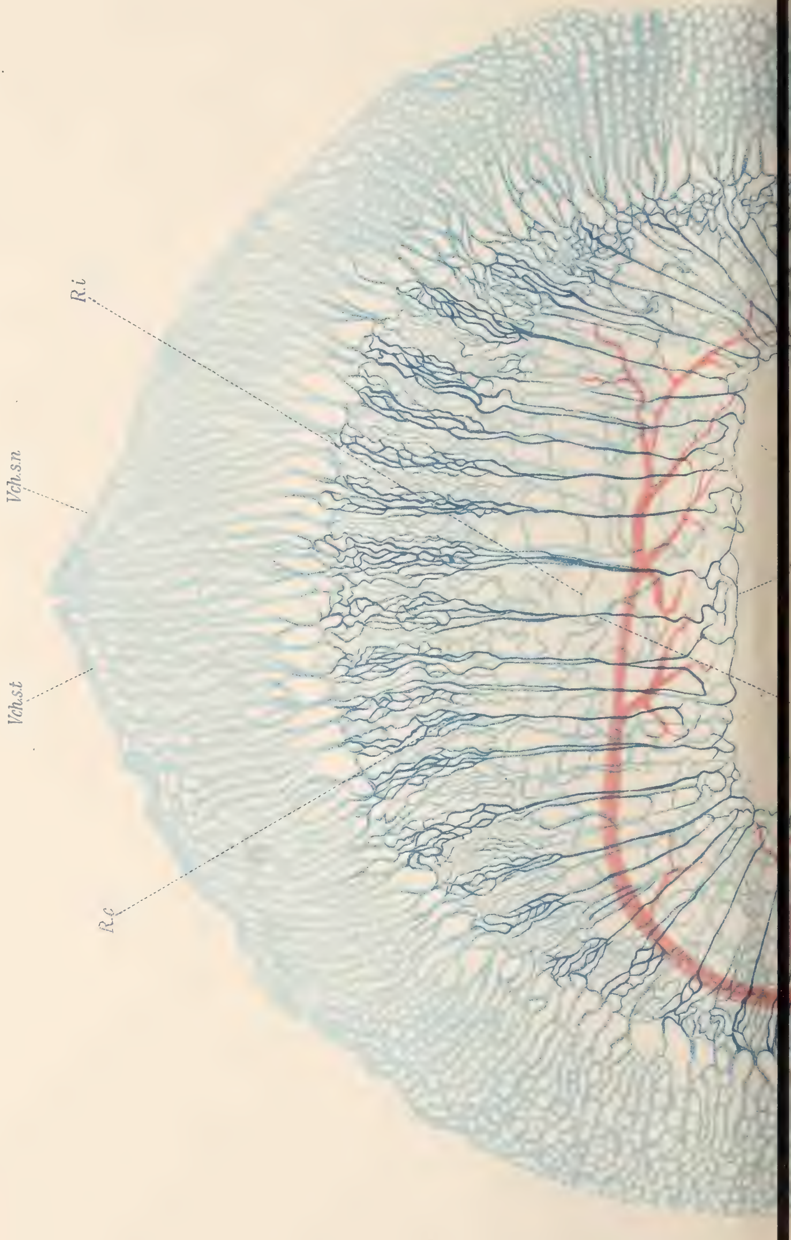
9



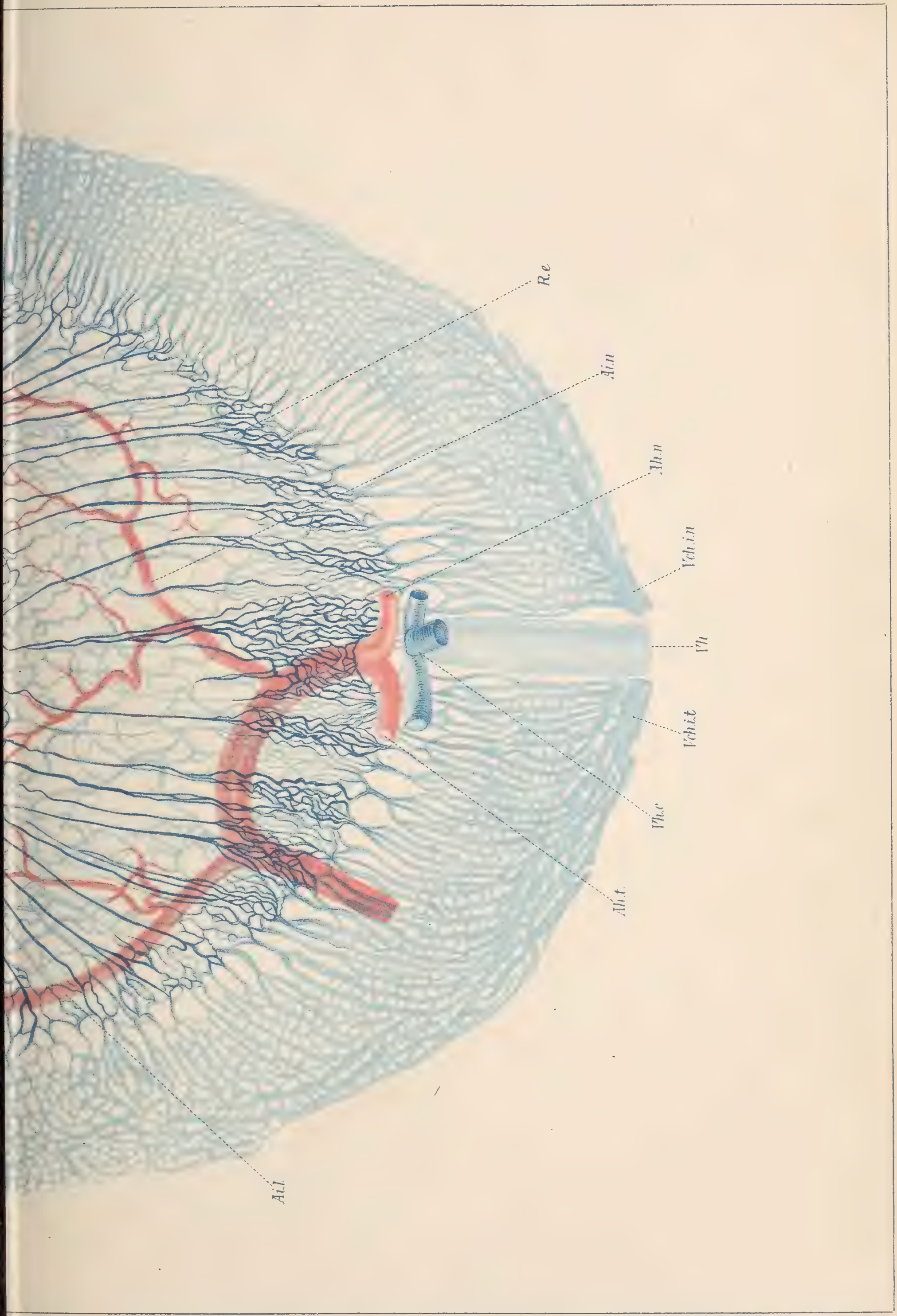
[illegible] Leipzig


1
Mr
T
E
A
M
P
2
Co
F
Z
Pg
P
Md
3
F
Nr
P
Z
Np
4
Ej
Scj
Vc
Zp
Ec
S
SS
Zt
Mpr
Md
Co
5
Co
Ed
D
Ts
Dt
F
Et
A
S
Ch
Mh
6
S
D
V
P
Fl
Ec
Et
Sph
Lu
7
Vr
Vi
Ci
En
Ej
SS
P
S
Ei
D
8
I
Pc
Cp
Ec
Vi
Mr
T
Mb
Mh
O
S
Pl
Mtc
Mtm
F
9
T
F
P
10
Fn
C
Zc
Ed
Sn
Vg
Ed
En
V
I

11

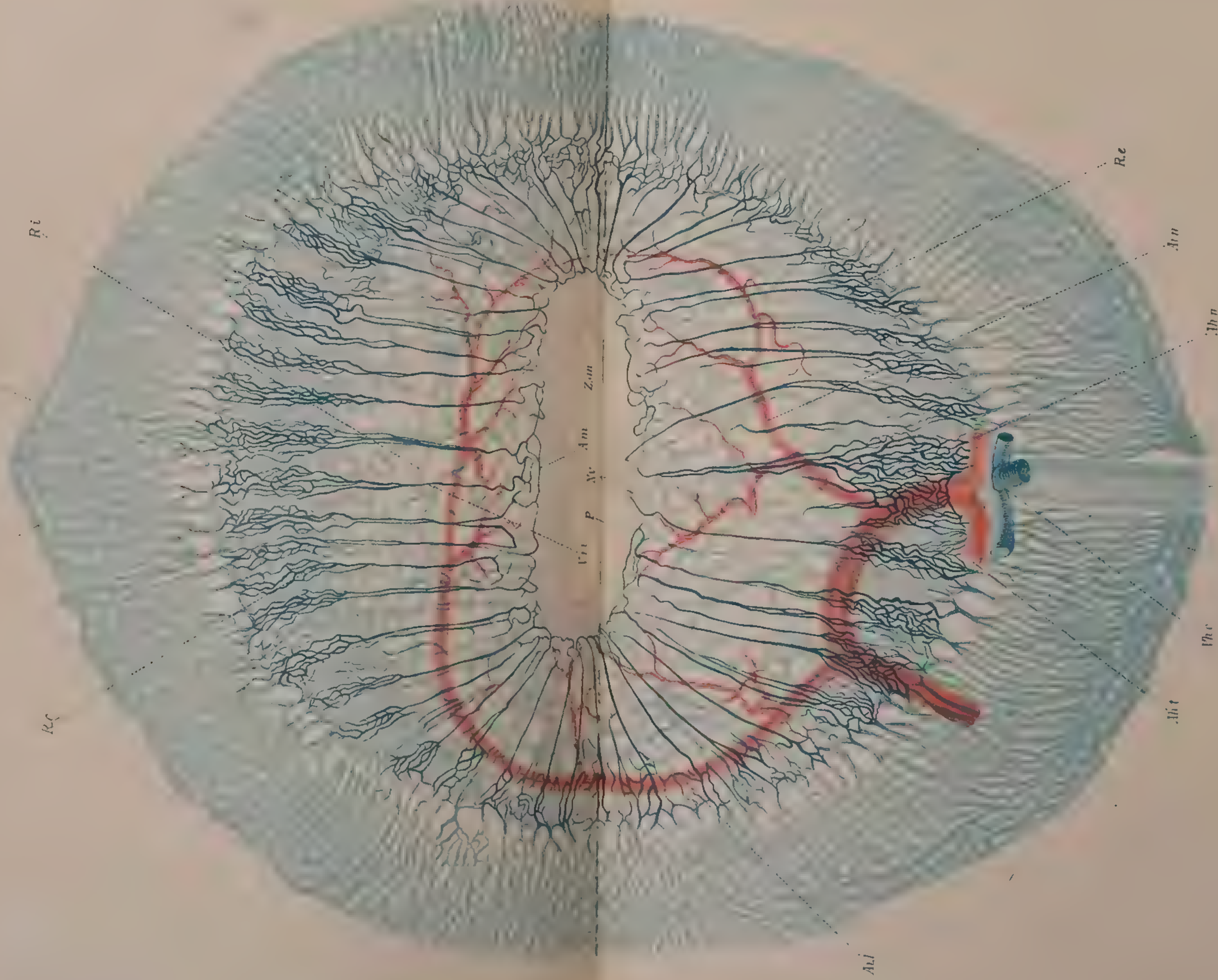

R.i
Vch.s.n
Vch.s.t
R.e

Tretjakoff gez.


R.e
A.i.n
Ah.n
Vch.i.n
Vh
Vch.i.t
Vh.c
Ah.t
A.i.t

Leipzig

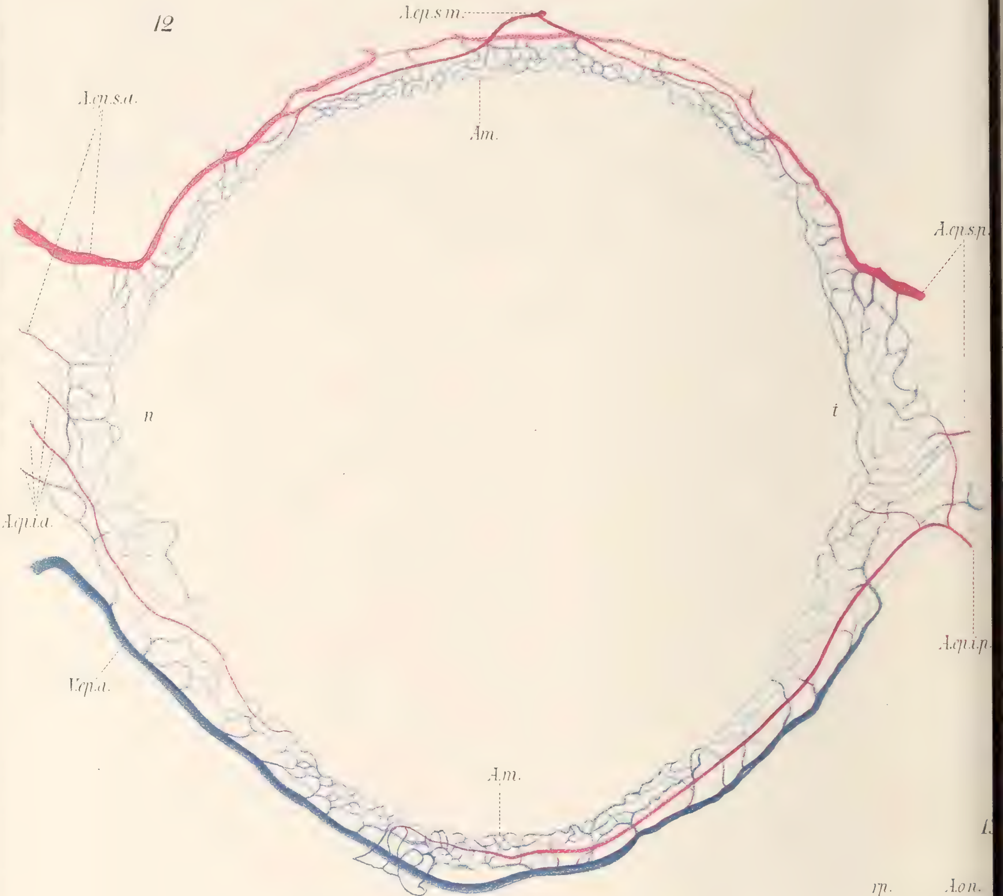
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


Ri
Vch.s.n
Il
Vch.s.t
Rc
Z.m
Am
Nc
P
Vit
Re
An
Ah.n
Vch.i.n
Vh
Vch.i.t
Vh.c
Ah.t
Ah.l

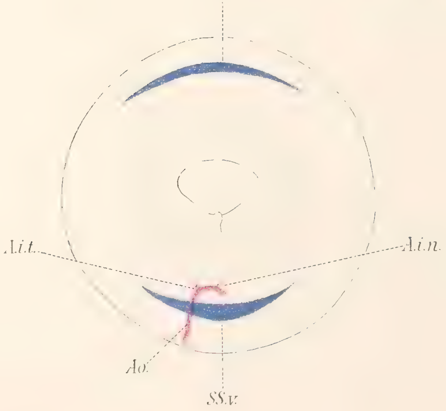
Fritsch T. gez.

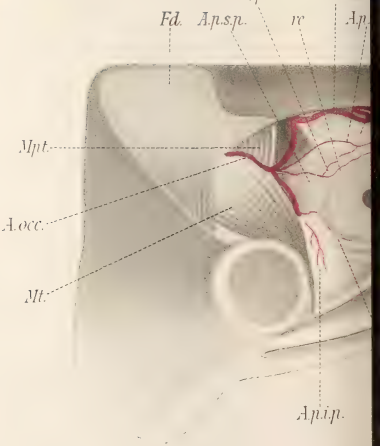
[illegible]

12

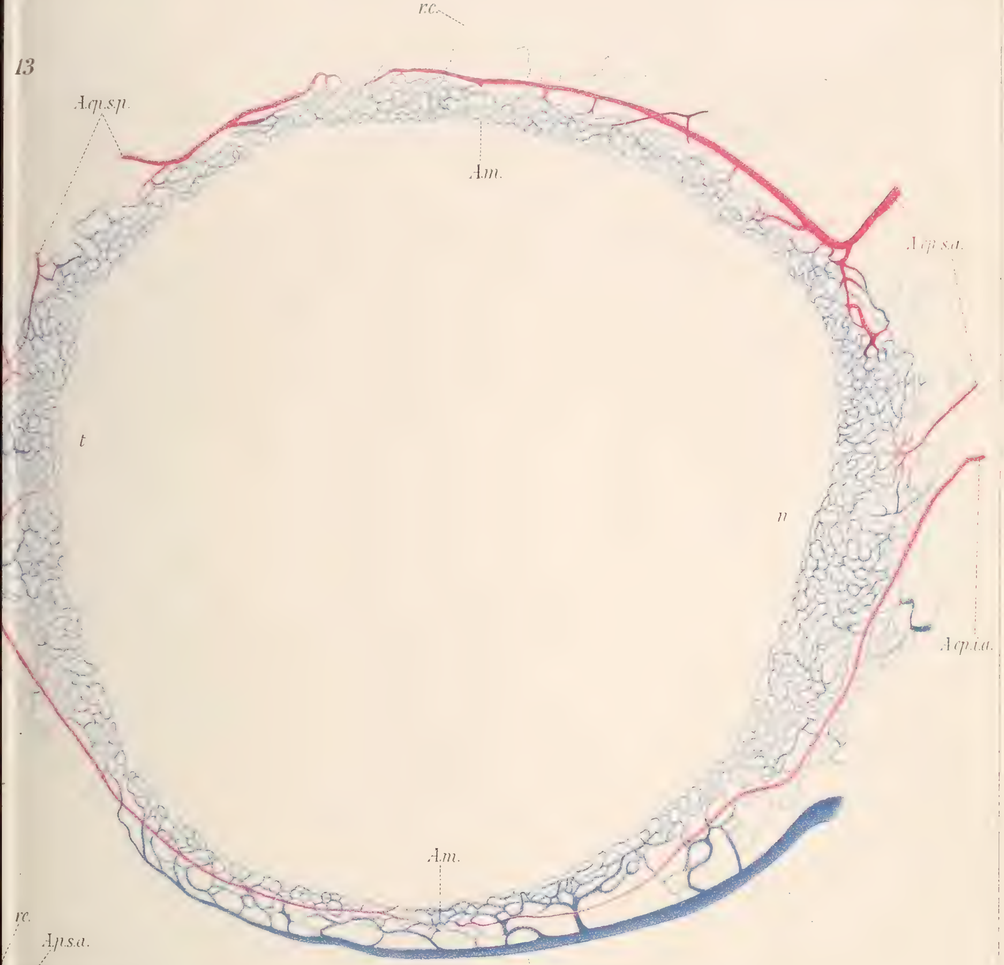

A.cp.s.m.
Am.
A.cp.s.a.
A.cp.s.p.
n
i
A.cp.i.a.
A.cp.i.p.
V.cp.a.
Am.

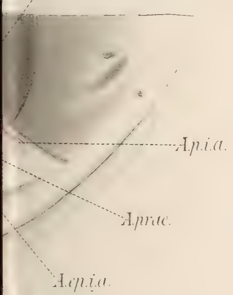
14


SS.d.
A.i.t.
A.i.n.
Ao.
SS.v.

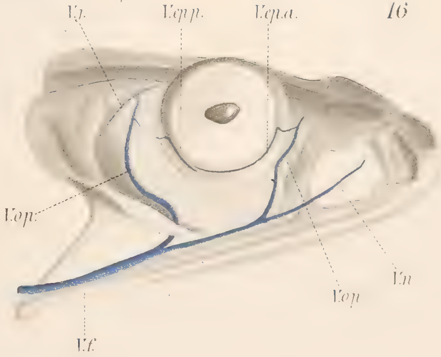

rp.
A.on.
Fd.
A.p.s.p.
re
Mpt.
A.occ.
Mt.
A.p.i.p.

13


r.c.
A.ep.s.p.
A.m.
A.ep.s.a.
t
n
A.ep.i.a.
A.m.
V.ep.a.


rc.
A.p.s.a.
A.p.i.a.
A.prae.
A.ep.i.a.

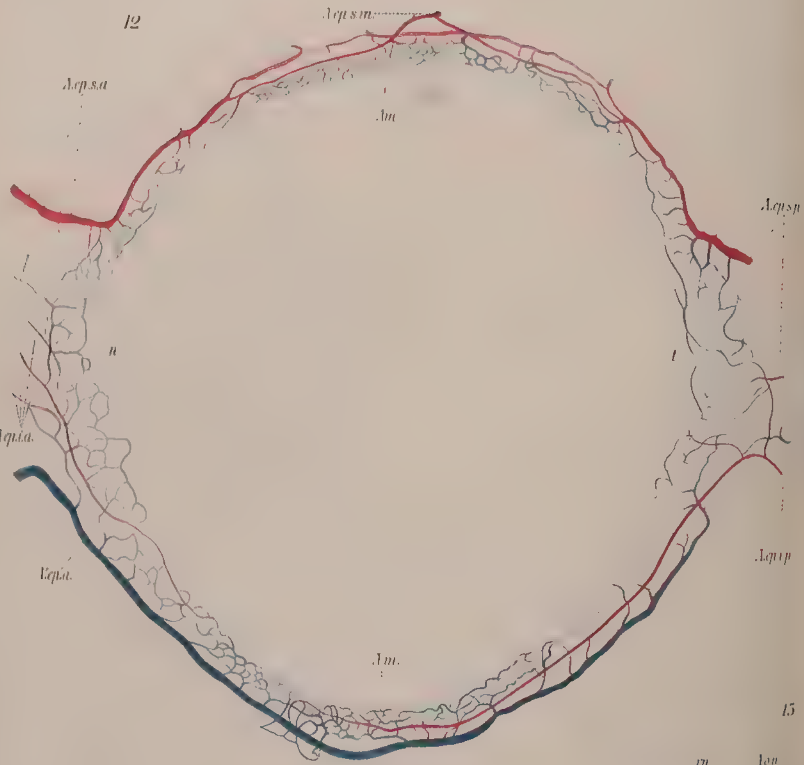
16


V.j.
V.ep.p.
V.ep.a.
V.op.
V.n
V.op
V.f.

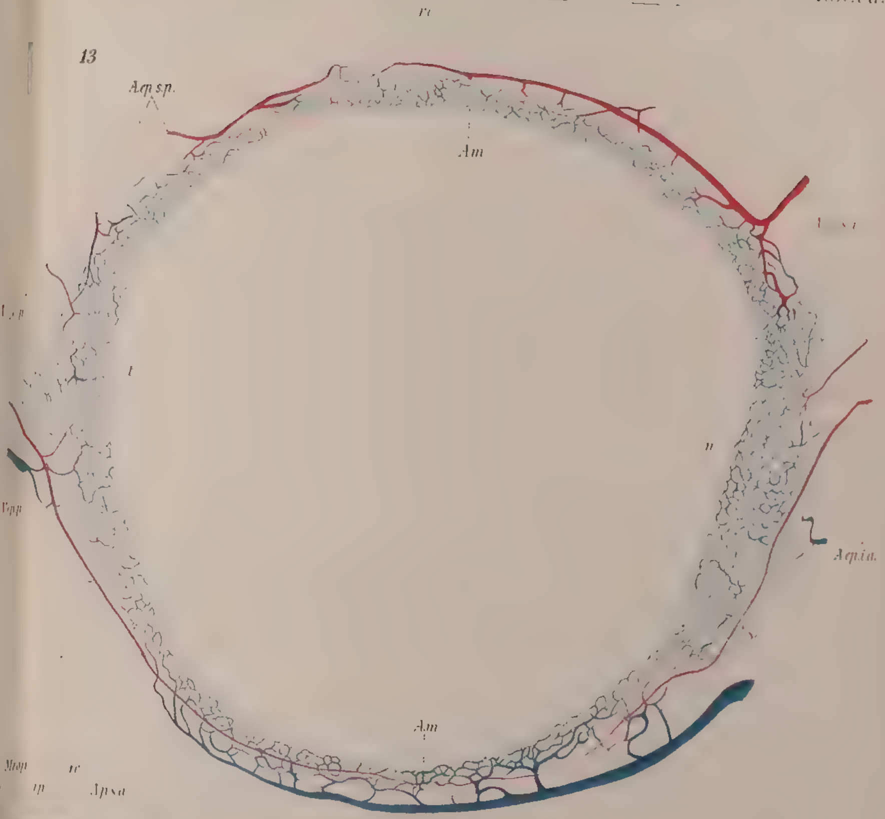
rn, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

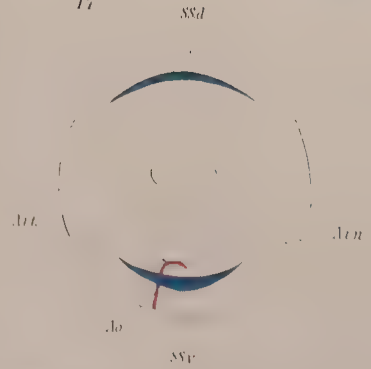
12


Aep.s.m.
Aep.s.a
Am
Aep.sp
Vep
n
t
Aep.i.a.
Vep.a.
Aep.i.p
Am.

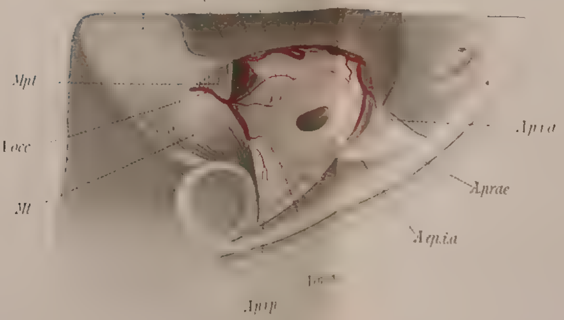
13


rc
Aep.sp.
Am
t
n
Aep.i.a.
Am

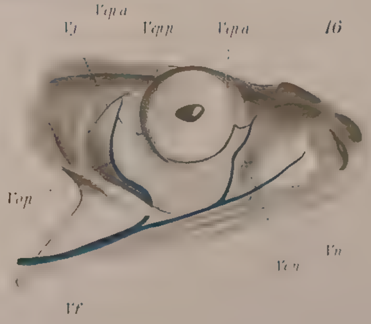
14

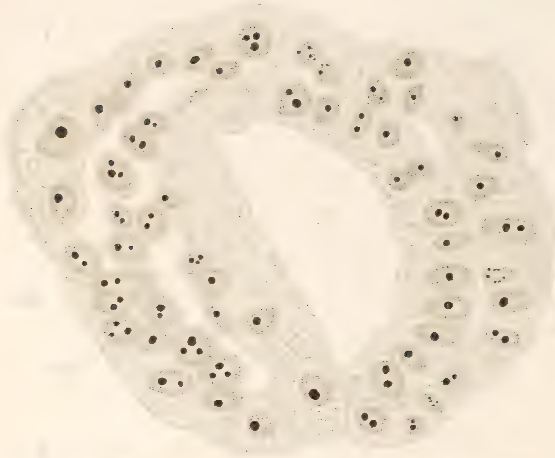

SSd
Arl.
Arn
Ao
SSv

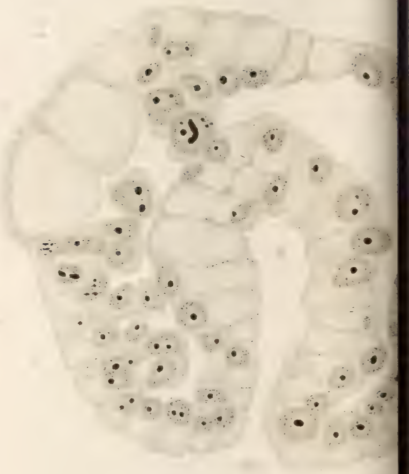
15

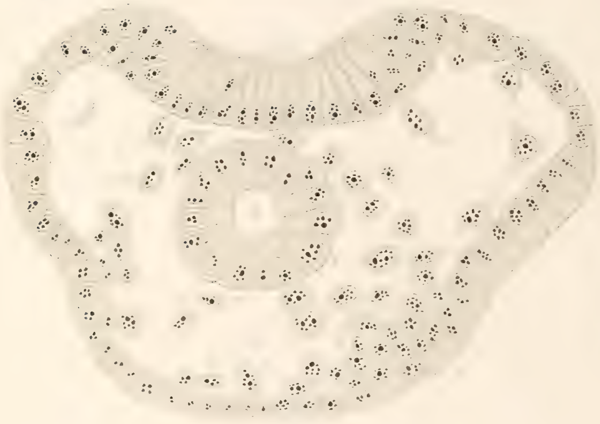

Fd.
Apsp
ip
rc
Aon
Mop
Apsm
ip
rc
Apsa
Mpt
Aocc
Mt
Apia
Aprae
Aep.ia
Apip

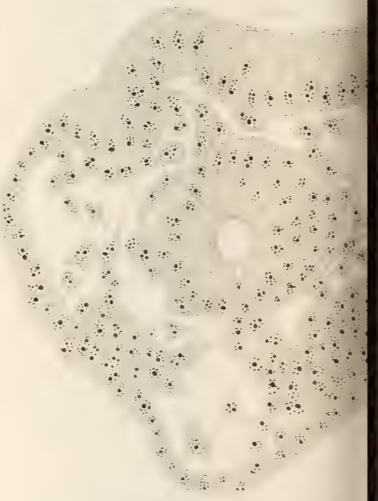
16

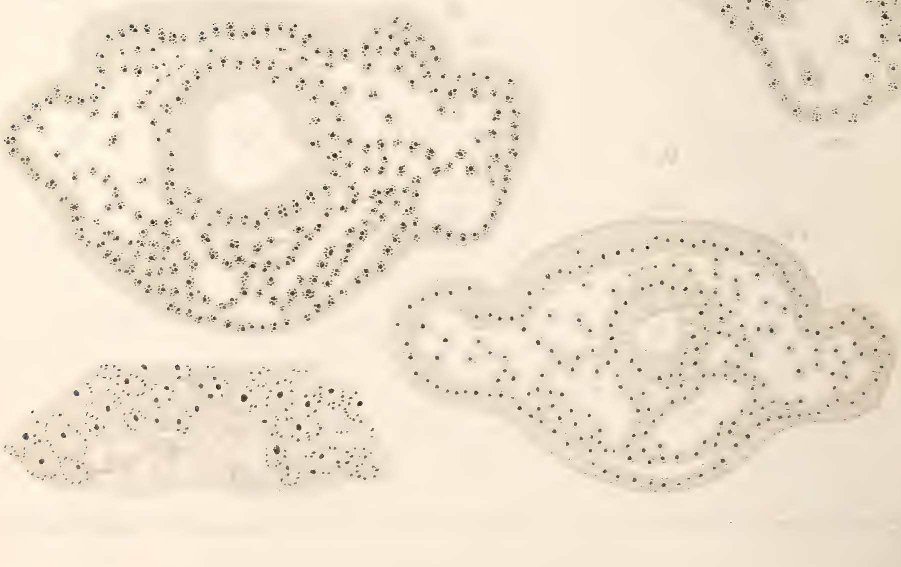

Vepa
Vf
Vepp
Vepa
Vop
Vn
Ven
Vf

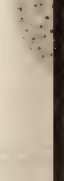


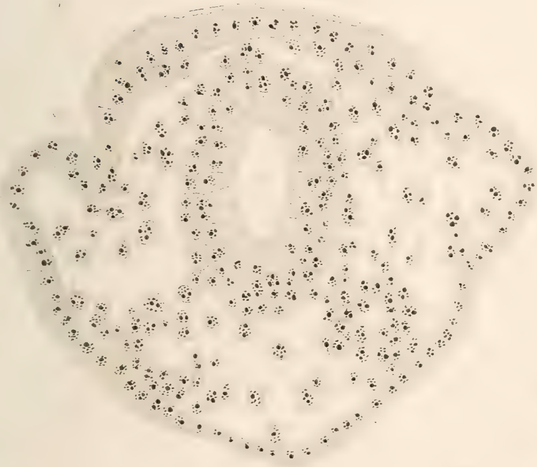


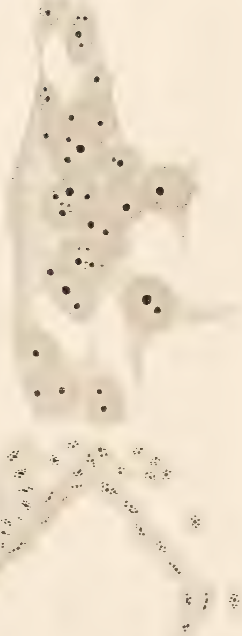


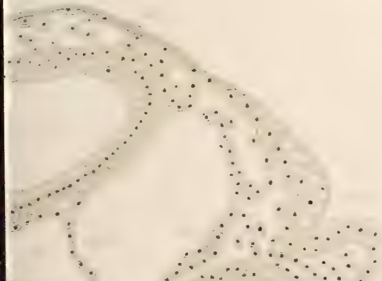


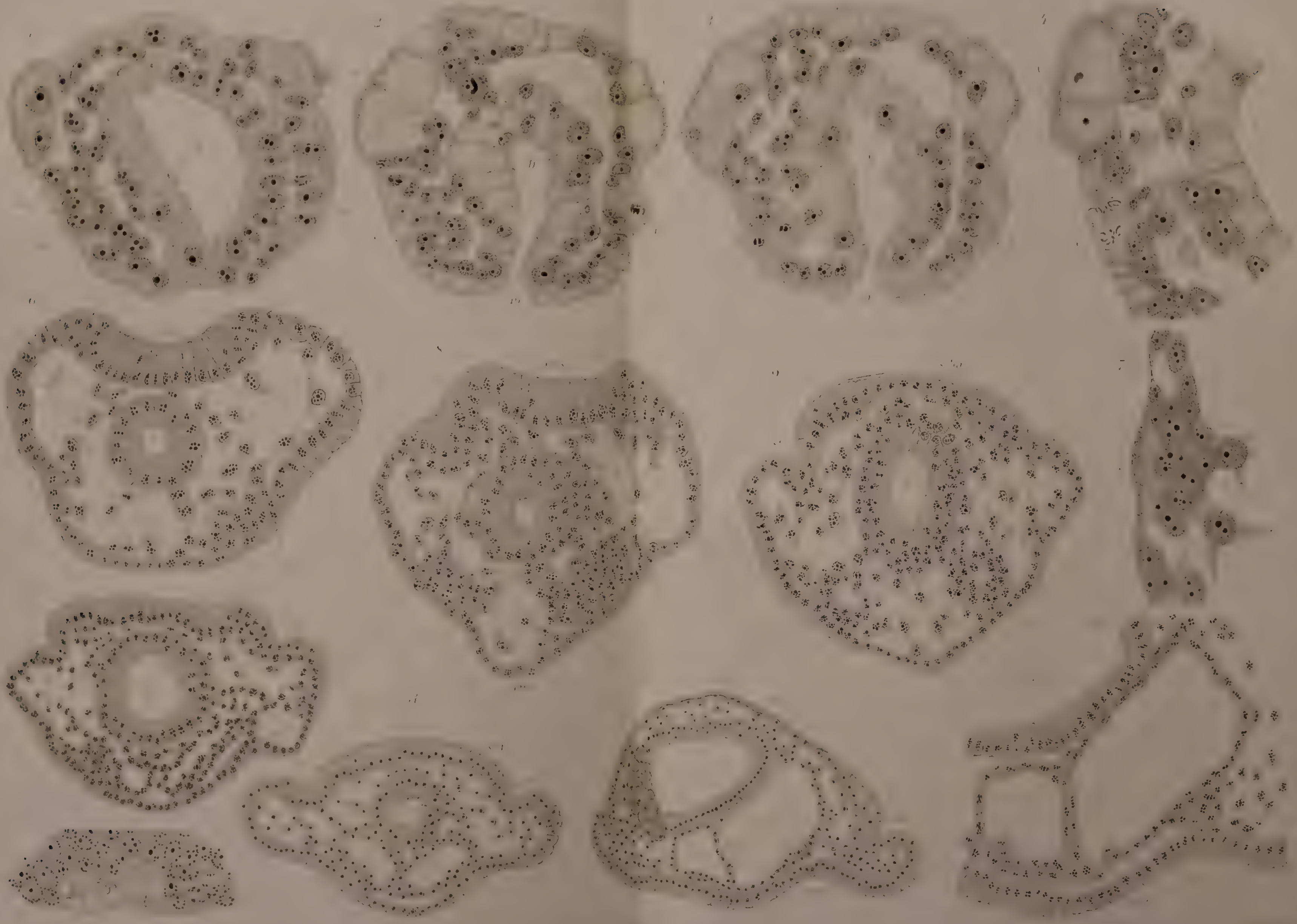




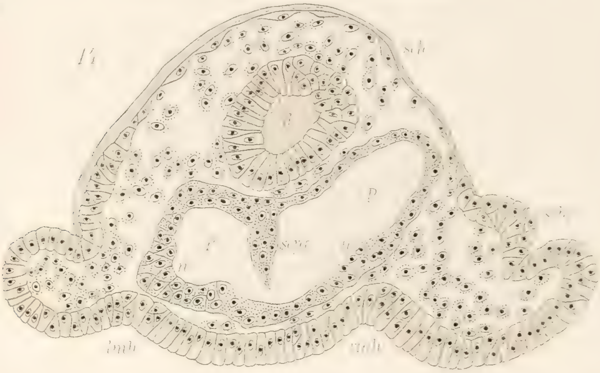




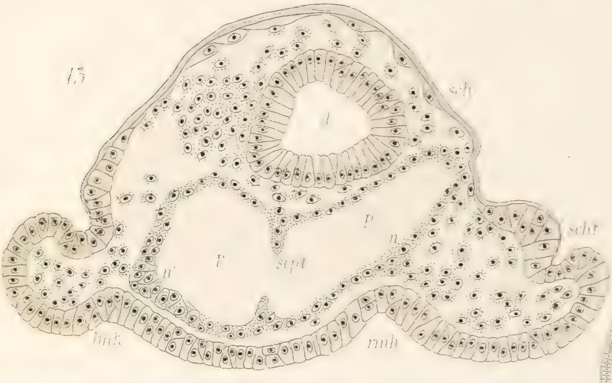




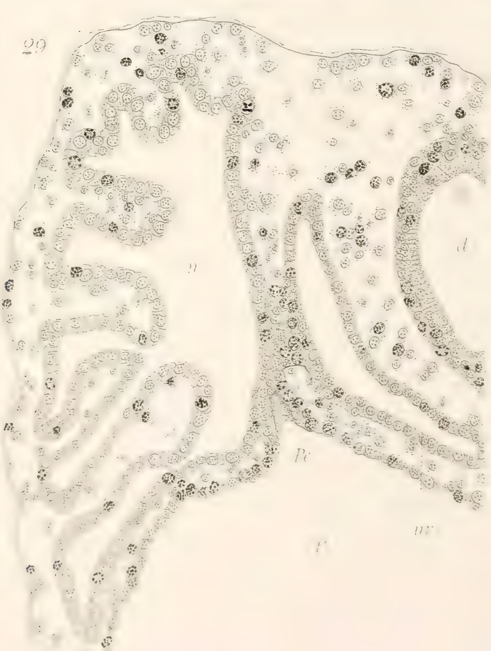
14


sch
l
p
P
sept
n
n
sch
lmh
rmh

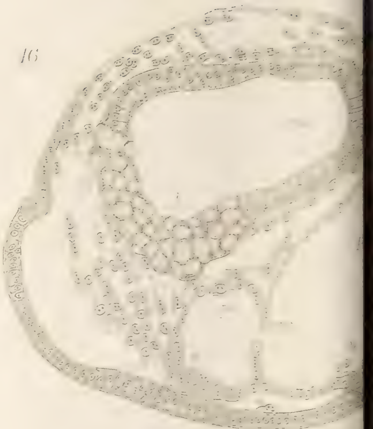
15


sch
l
p
P
sept
n
n
scht
lmh
rmh

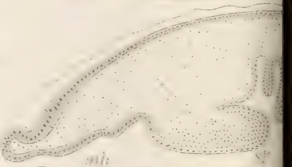
29

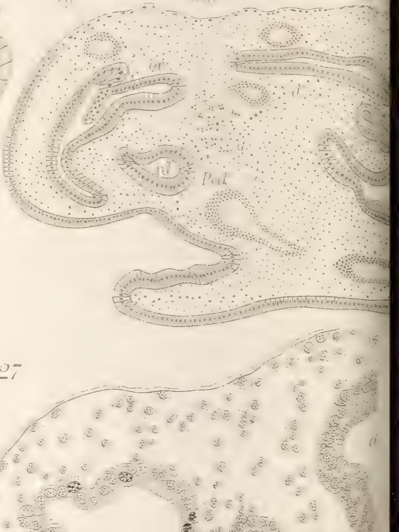


16

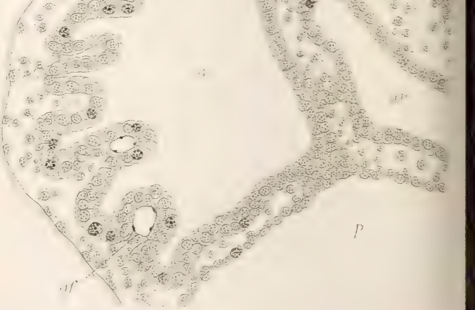


25

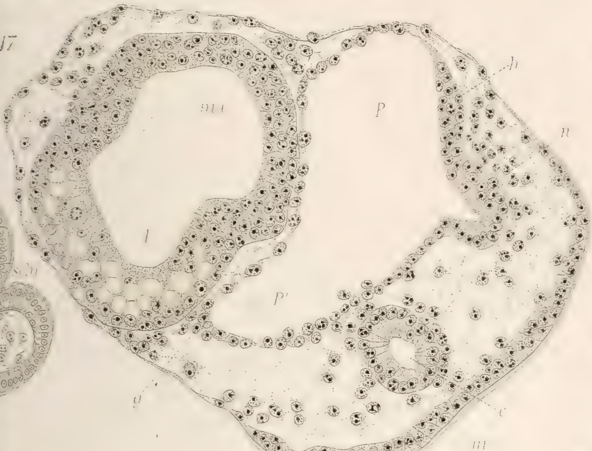




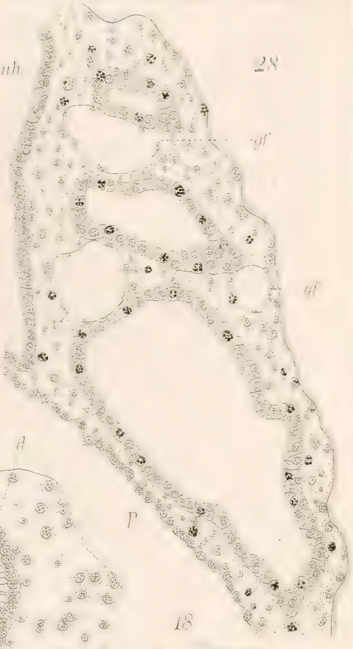
27

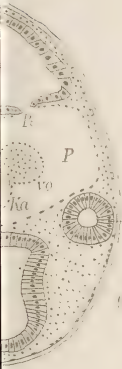


17

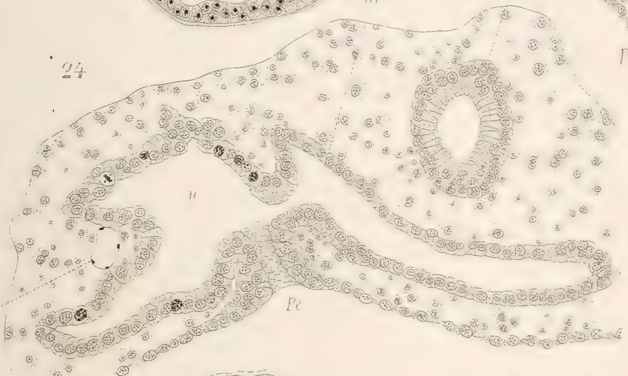

mu
P
h
n
l
s.n
P'
g
c
m

28

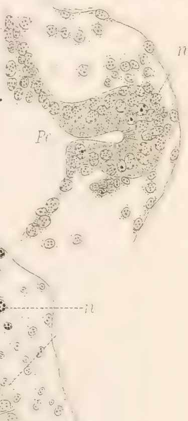


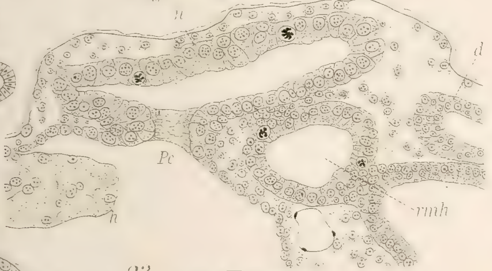


24

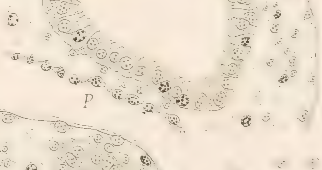


18

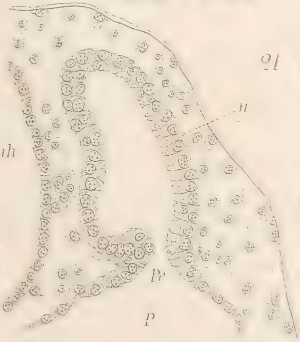




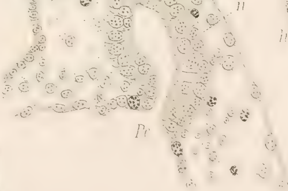
26



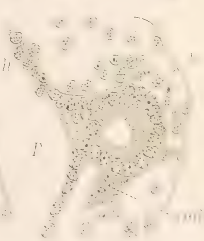
23



21

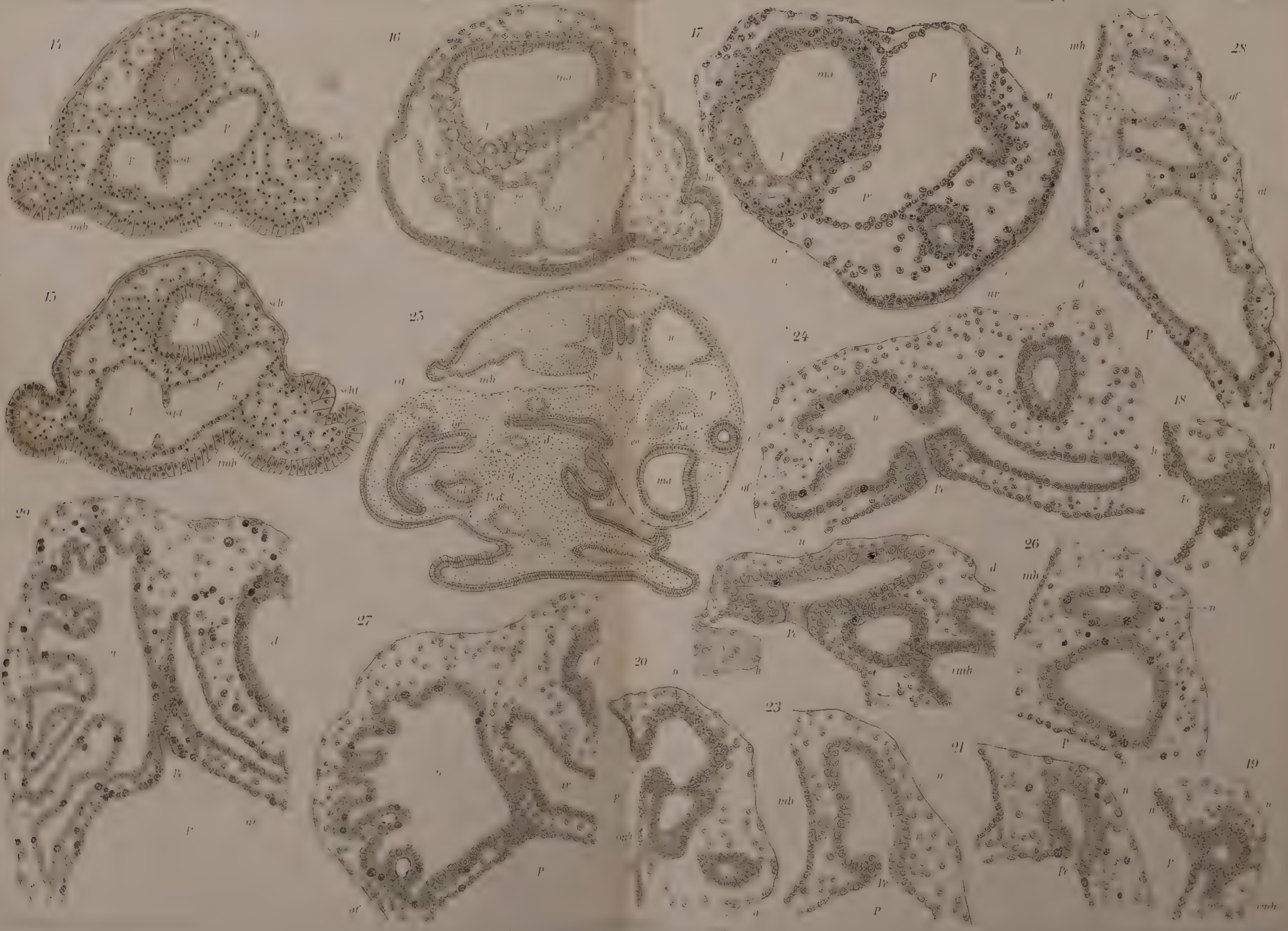


19

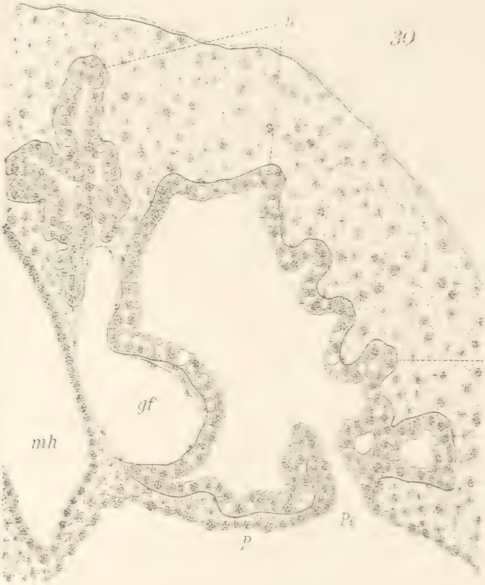


ig.

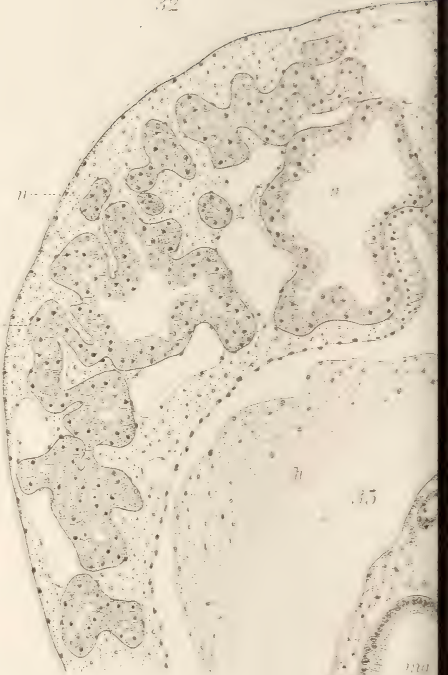
Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. LXXV. Taf. XXIII.


14
sh
d
P
wd
mh
15
sch
d
P
l
wd
n
scht
mh
16
ma
l
n
17
ma
P
h
l
n
P'
ur
28
mh
af
at
d
P
25
ca
mh
sp
k
n
K
P
d'
Ka
ma
af
Pd
dc
24
n
af
Pc
18
h
n
Fc
29
n
d
K
P
w
af
27
d
w
P
20
n
mh
23
d
Pc
mh
26
mh
n
P
21
n
Pc
P
19
n
P
mh

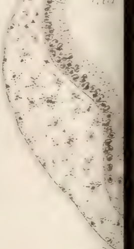
30


h
Tpr
gf
mh
Pt
P

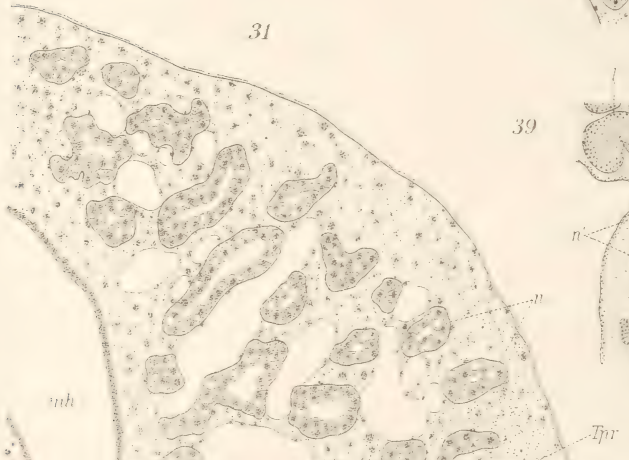
32



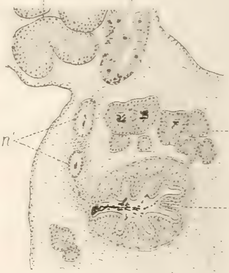
33



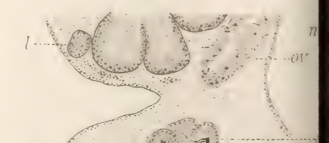
31



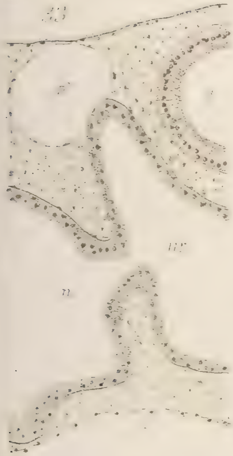
39



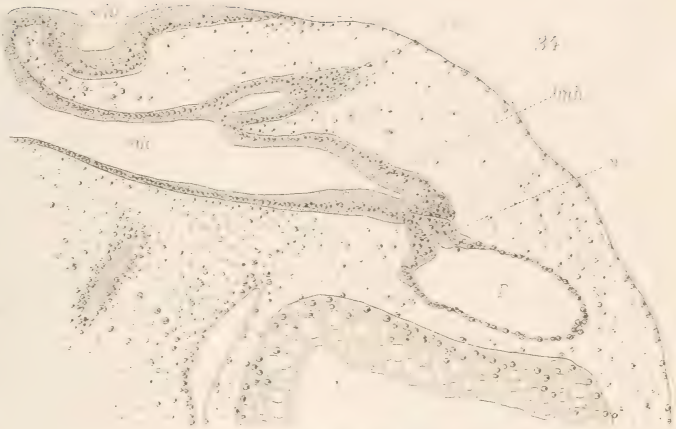
40

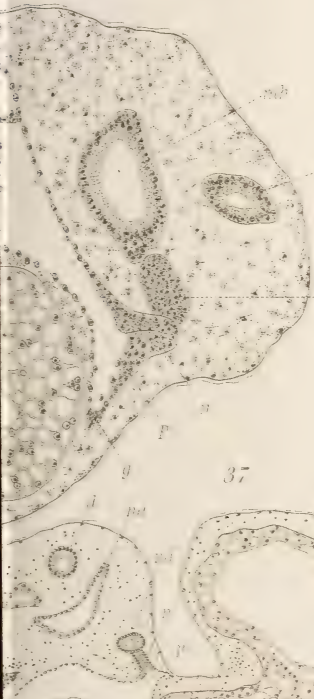


33

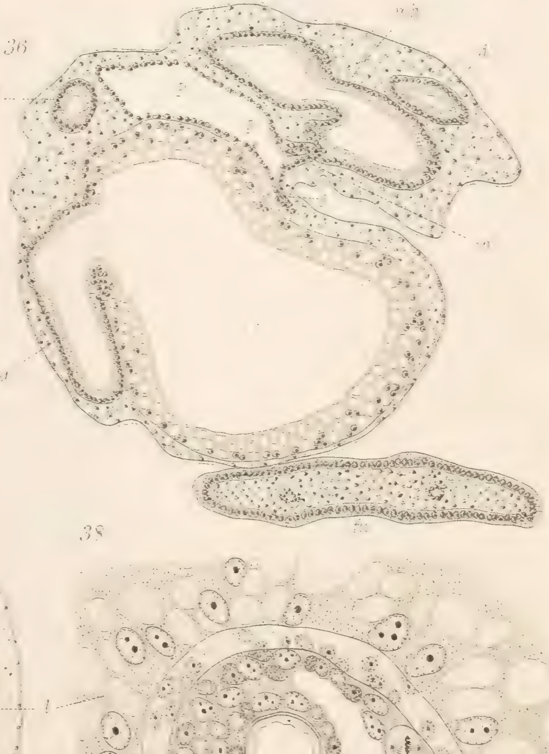


34

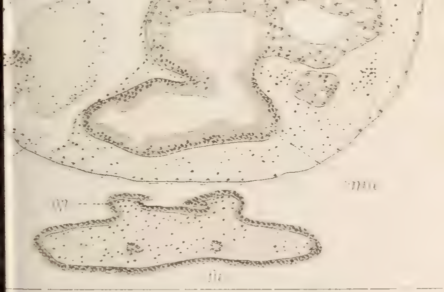




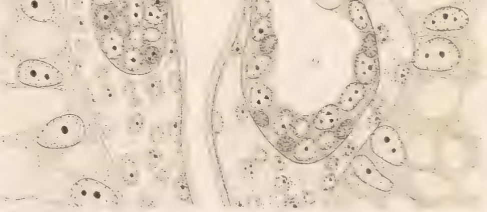
36

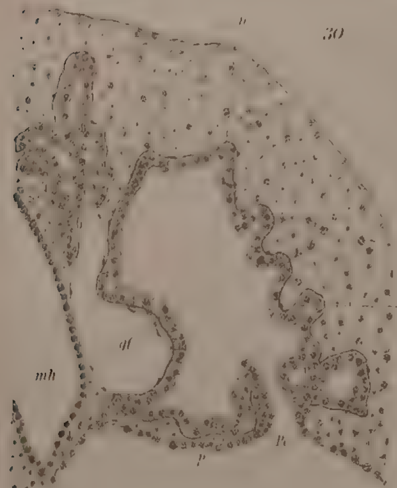


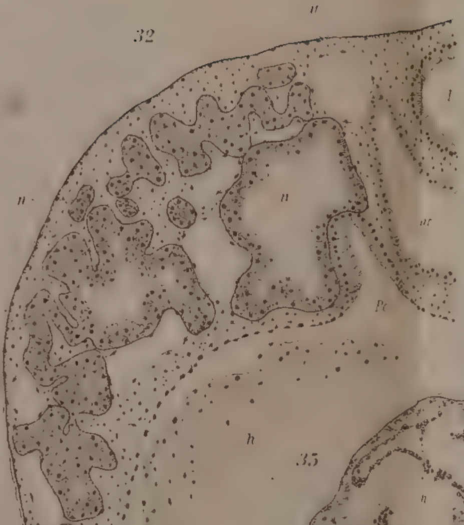
37

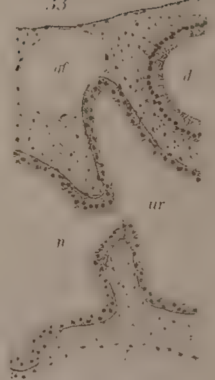

d
mc
t
md
P
l
mu
w

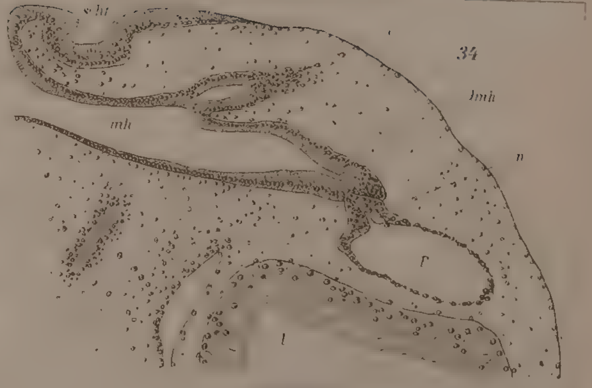
38

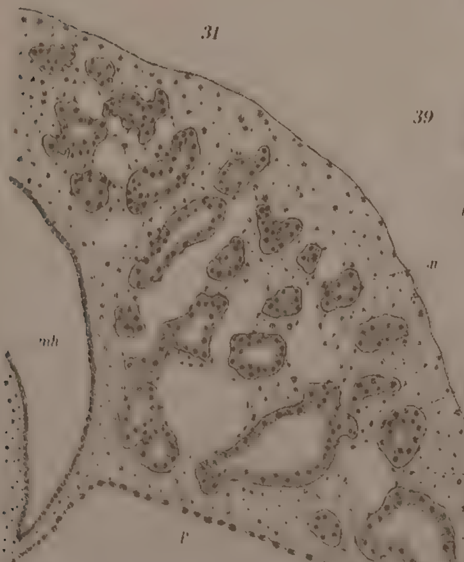


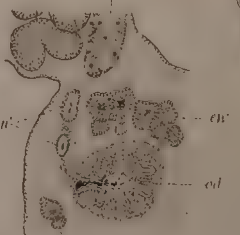

30
n
Tpr
af
mh
P
Pc

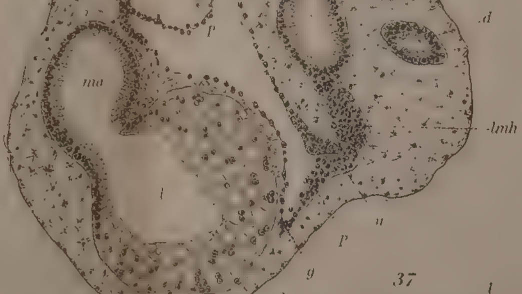

32
n
l
n
n
ur
Pc
h

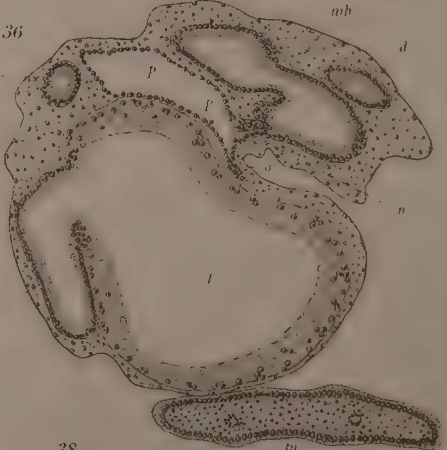

33
af
d
ur
n

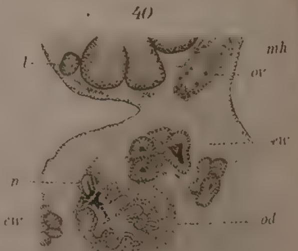

34
lmh
mh
n
P
l

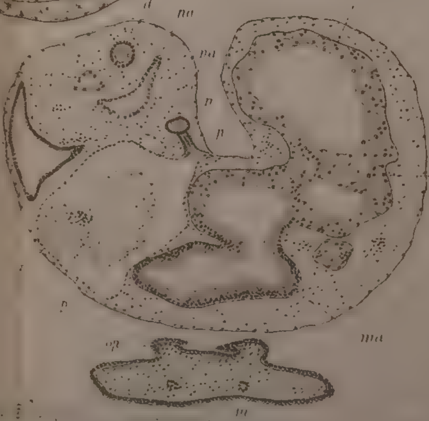

31
n
mh
Tpr
af
P

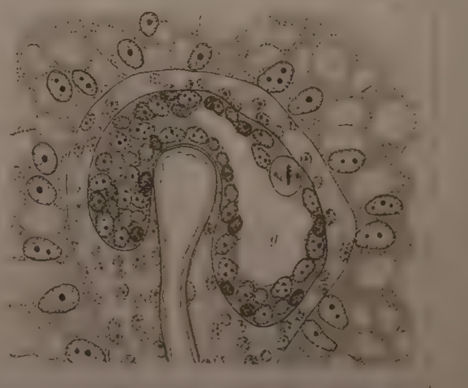

39
l
ov
ew
od


35
mh
n
P
d
ma
lmh
l
P
n
g

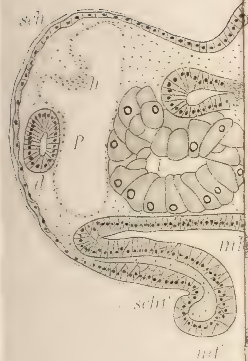

36
mh
d
d
P
P
n
ma
l
m


40
l
mh
ov
ew
n
ew
od

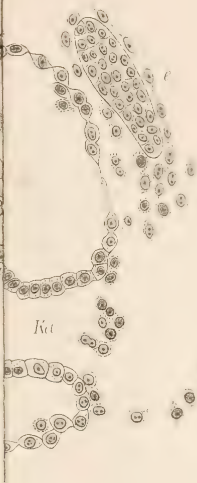

37
d
na
l
pa
n
P
n
l
P
ma
m


38
g

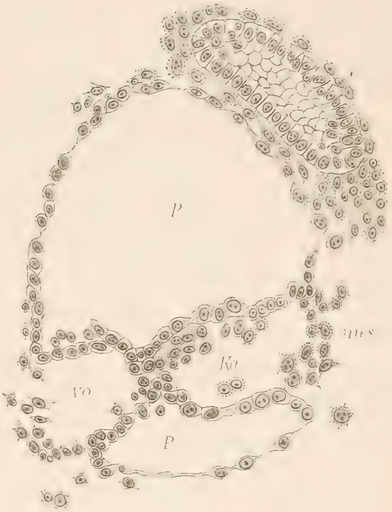
44


sch
h
p
d
i
ml
schf
ml

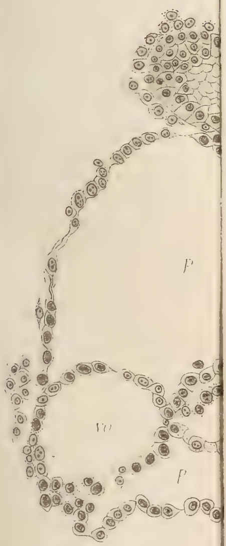
4


e
ml
Ka

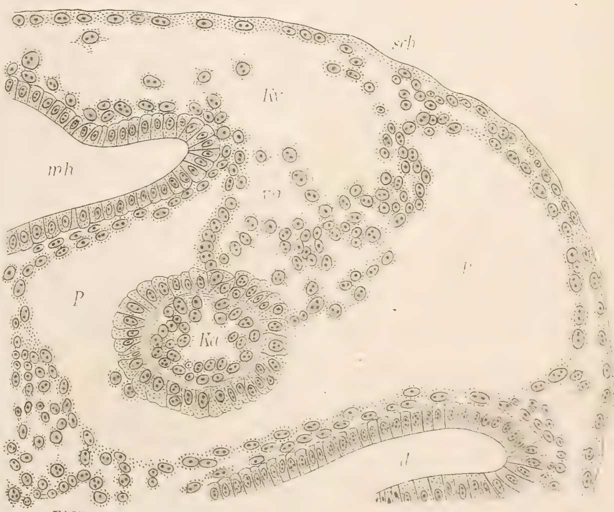
45


p
mes
Ka
vo
p

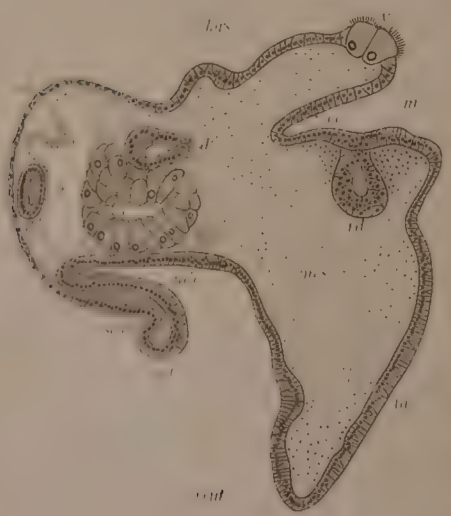
46


p
vo
p

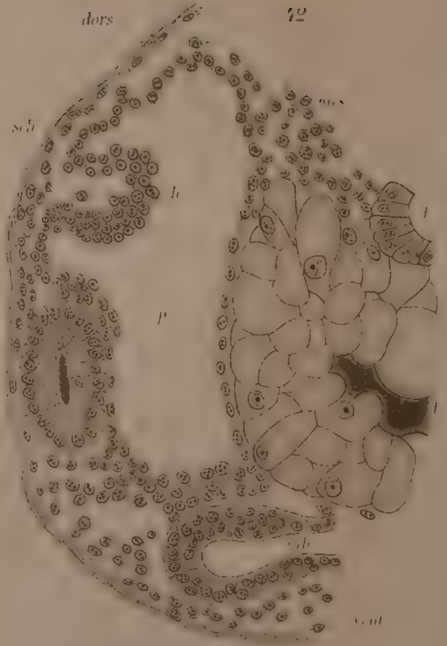
49


sch
Kv
mh
vo
p
Ka
p
d
mes

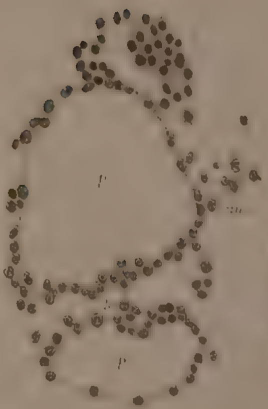
41


dors
m
mes
vent

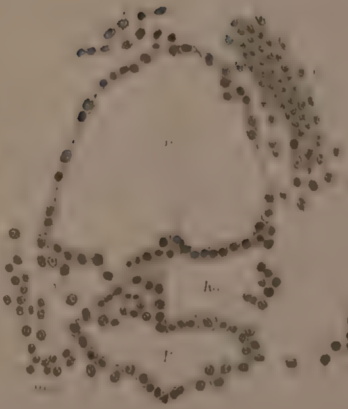
42


dors
sch
mes
p
vent

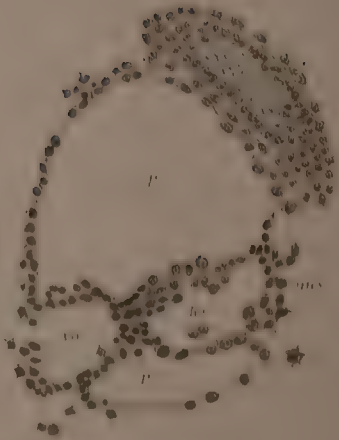
43



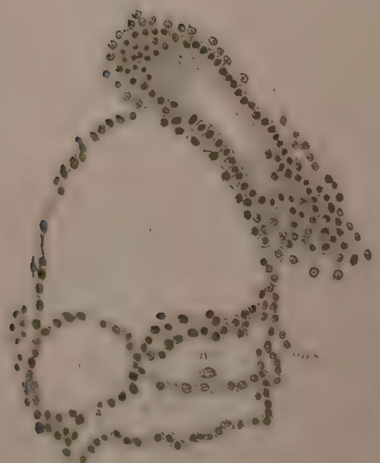
44



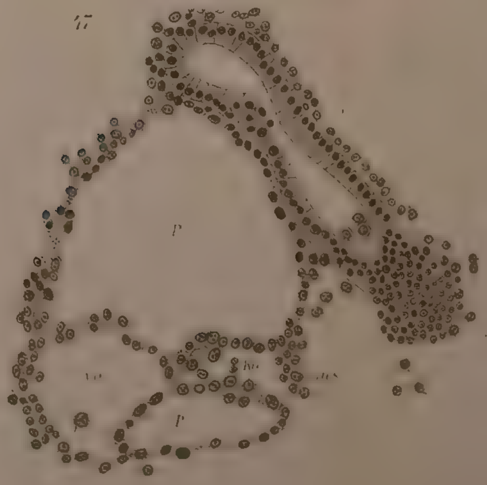
45



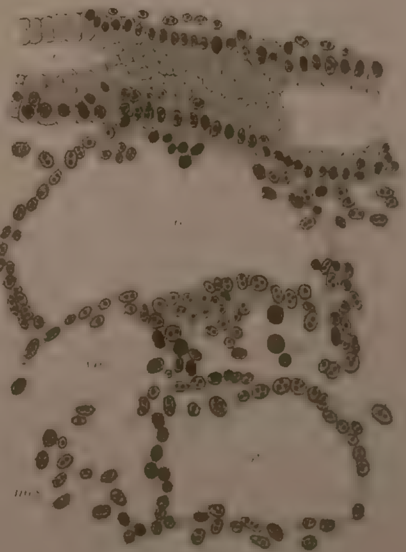
46



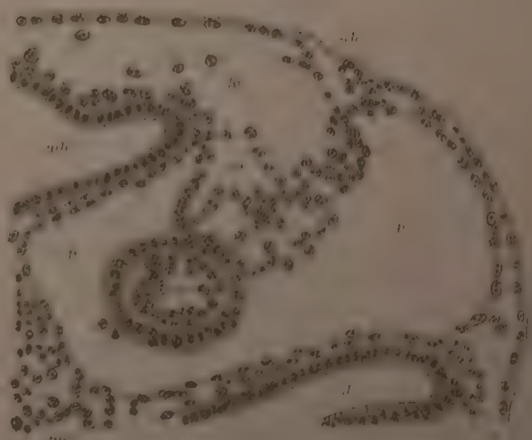
47



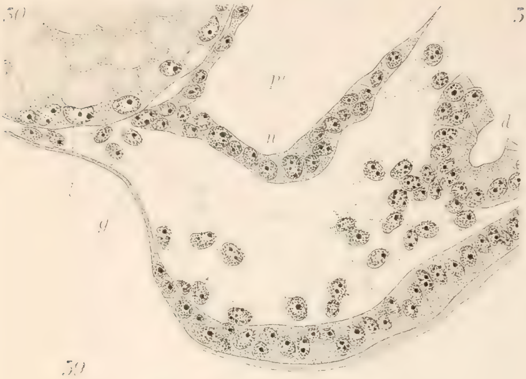
48



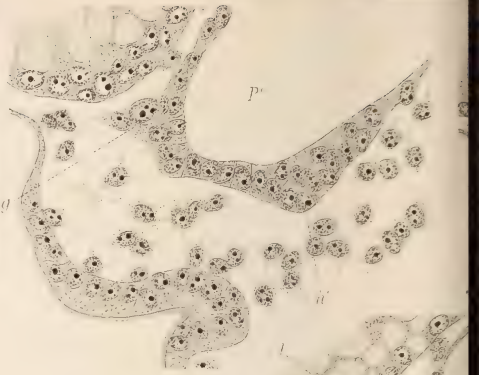
49



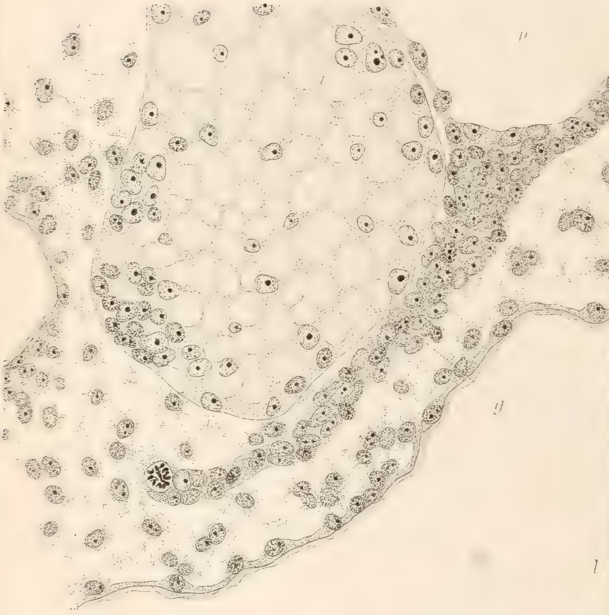
30

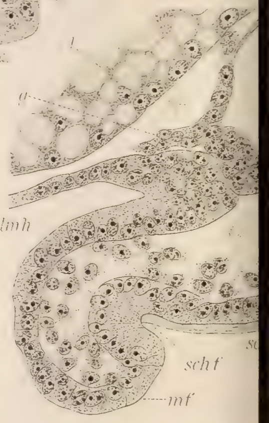


31

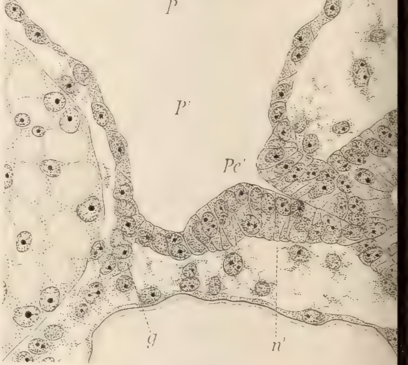


59

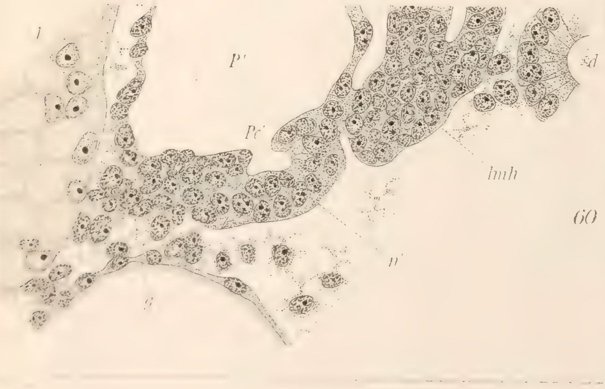



l
g
lmh
sc
scht
mf

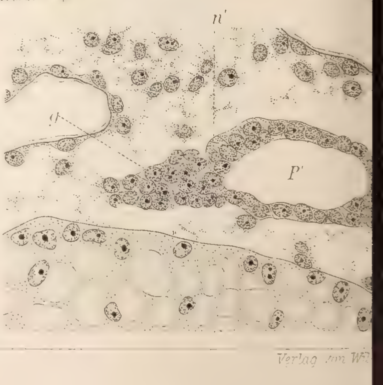
61

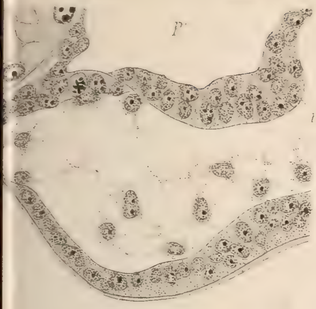


58

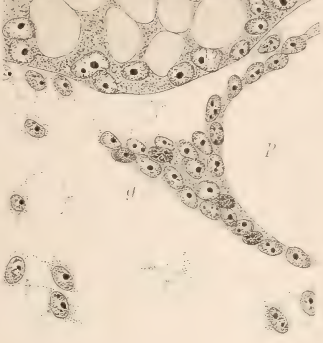

l
P'
sd
Pe'
lmh
n'
g

60

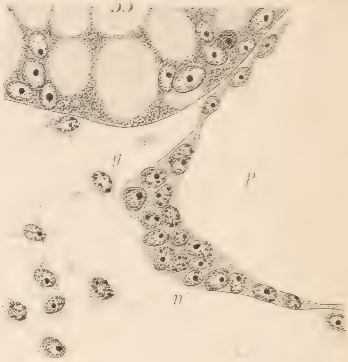




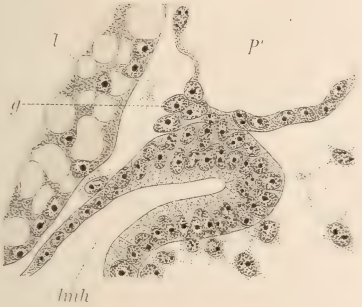
54



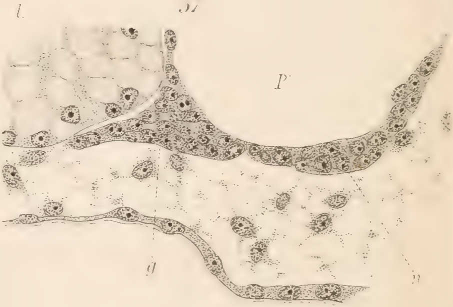
55



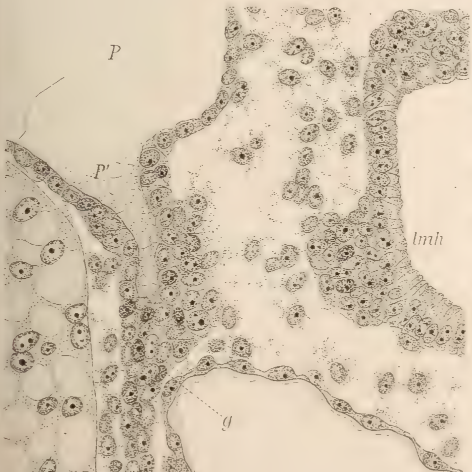
56



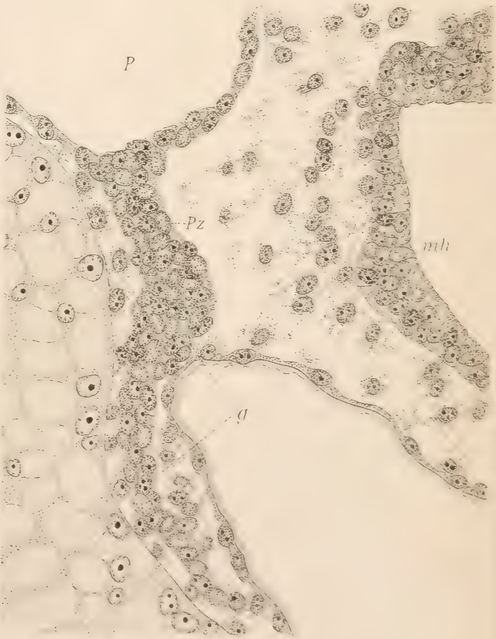
57

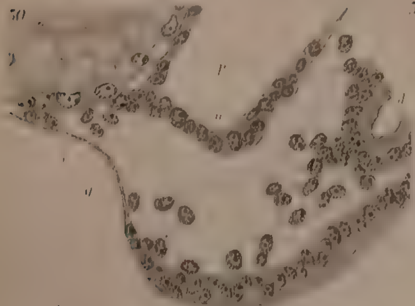


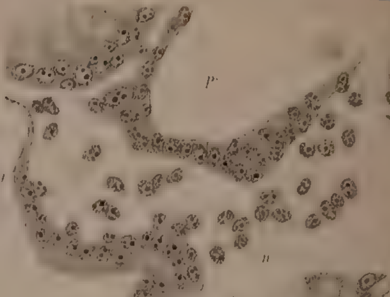
62

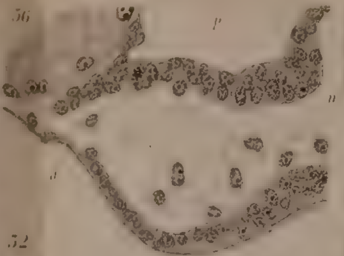


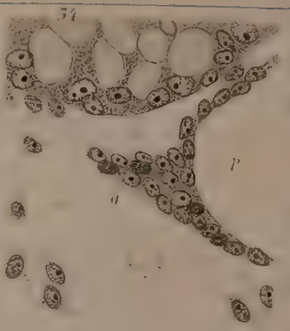
63

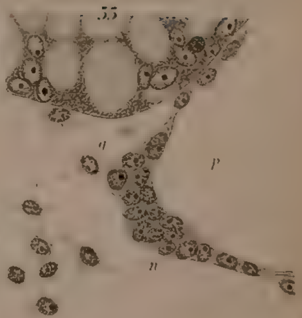


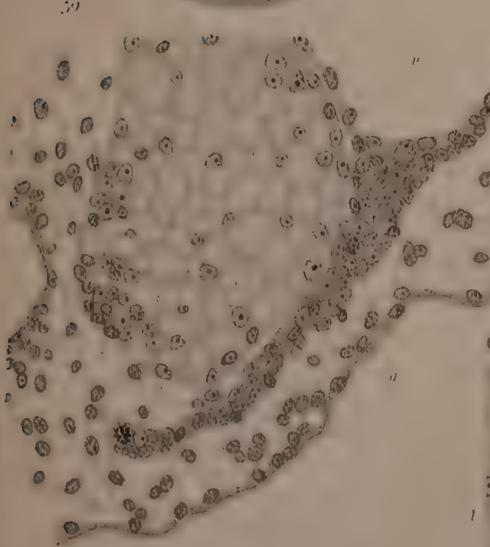
50


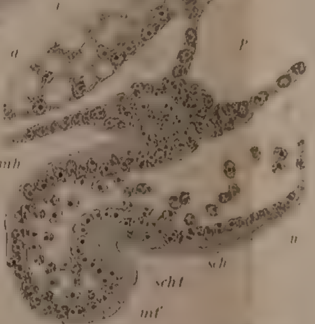
51


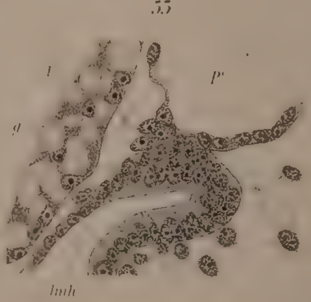
56


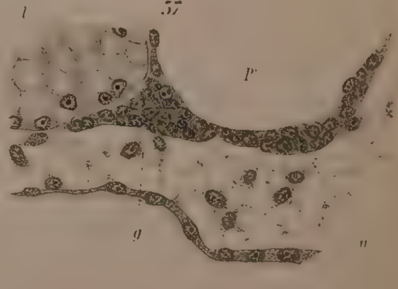
54


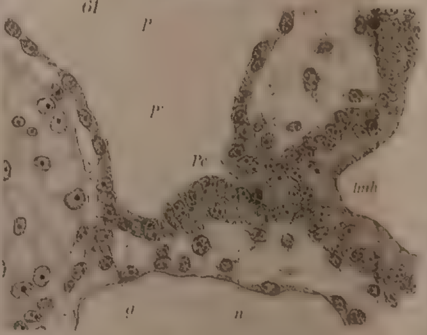
55


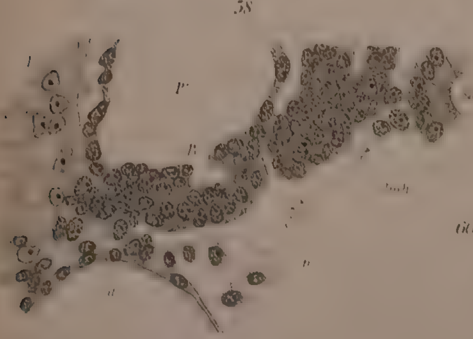
59


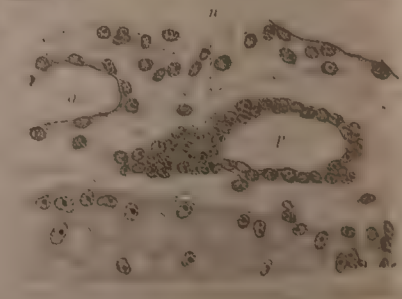
52

P
d
lmh
n
sch
sch t
mf

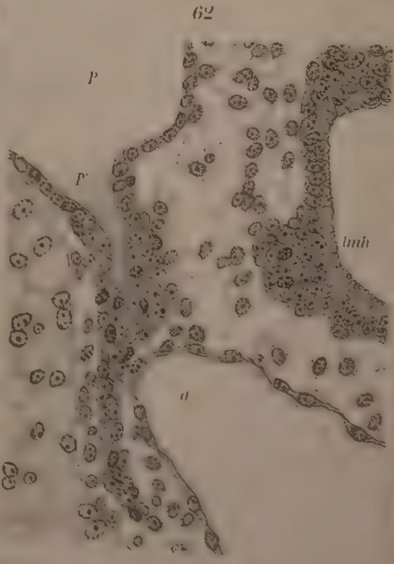
53


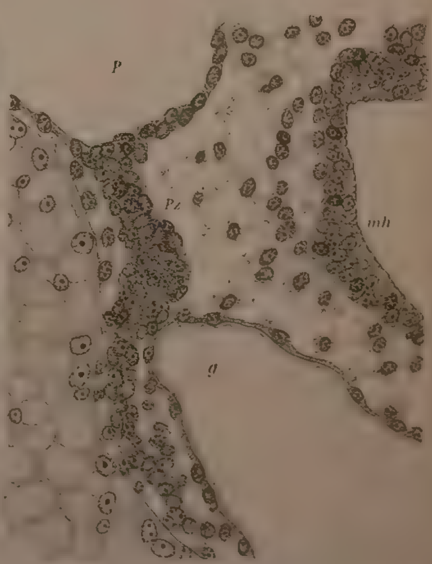
57


61

P
P
Pe
lmh
l
g
n

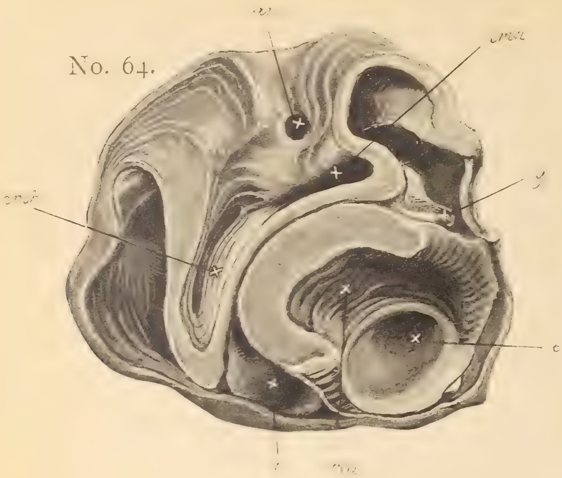
58


60


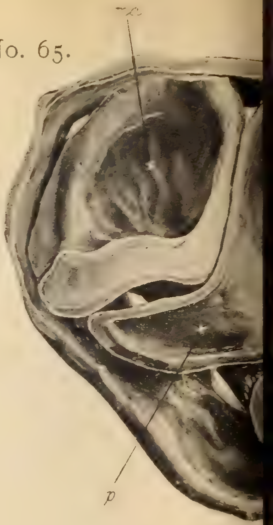
62


63


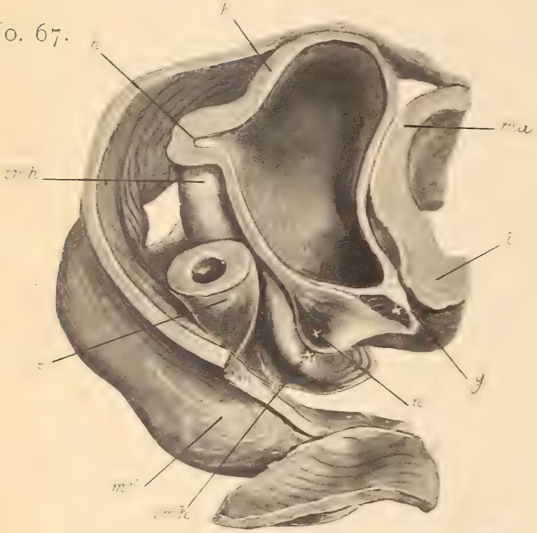
No. 64.



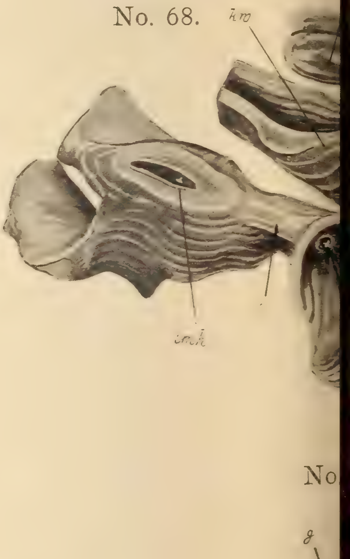
No. 65.



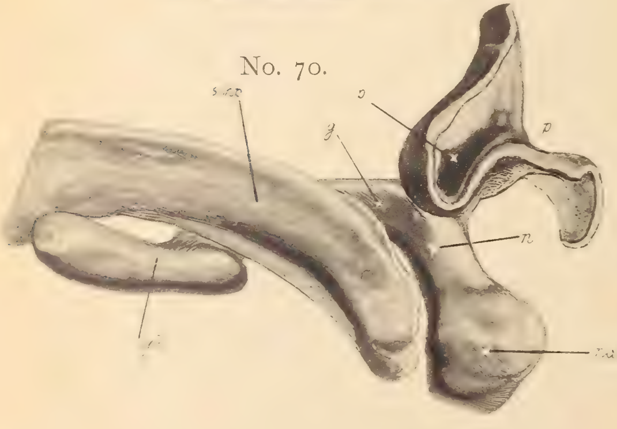
No. 67.


h
n
ma
l
c
g
n
mi

No. 68.

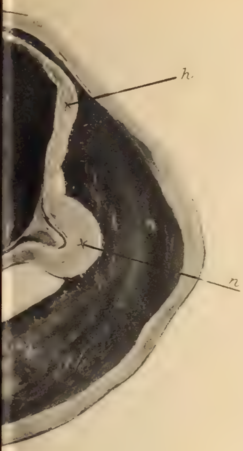


No. 70.

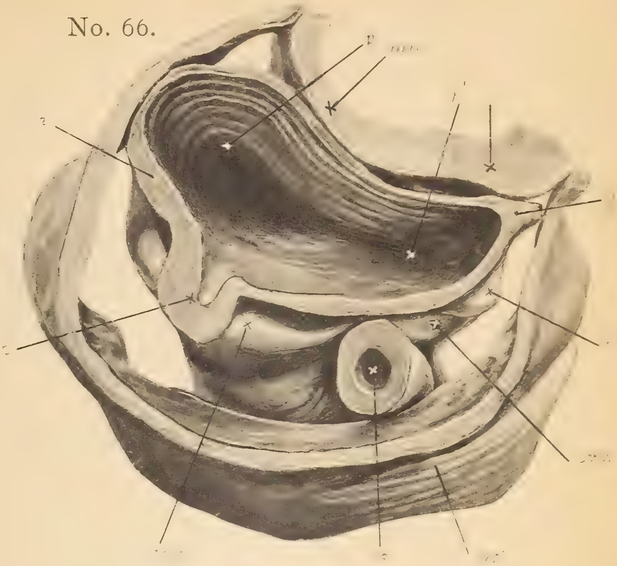


No

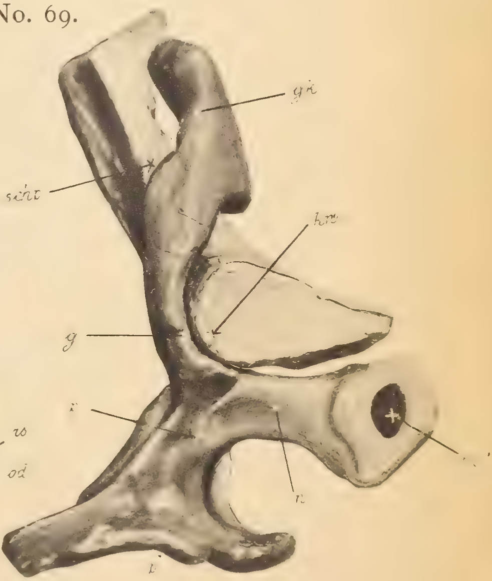
Taf. XXVII.

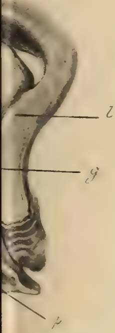


No. 66.

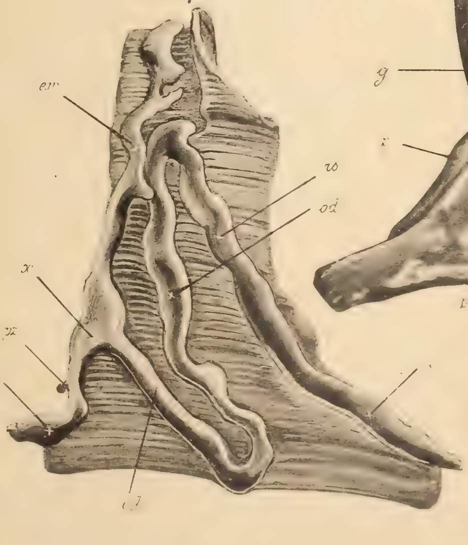


No. 69.


gk
scht
hr
g
n



No. 72.

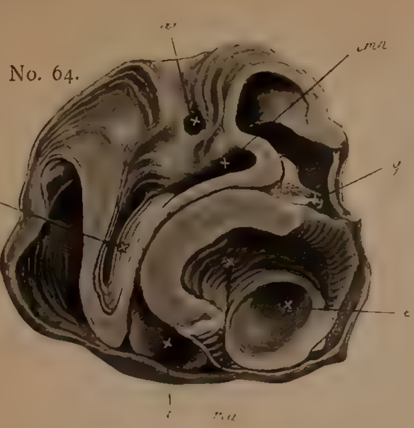


Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.

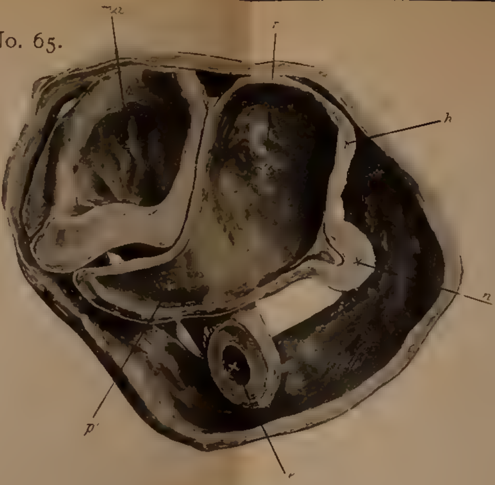
mann in Leipzig.

Verlag von Wil

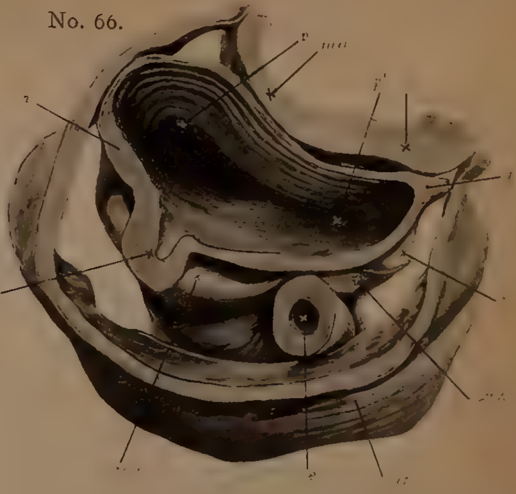
No. 64.


x
mn
mh
y
c
i
na

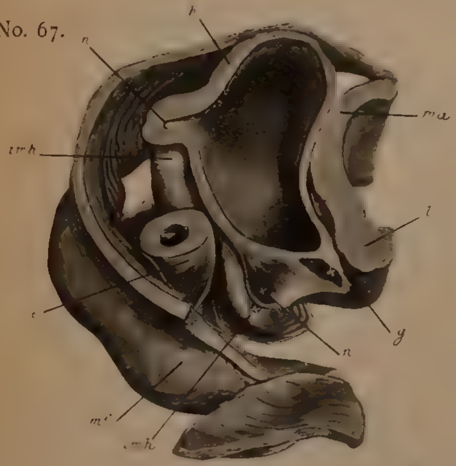
No. 65.



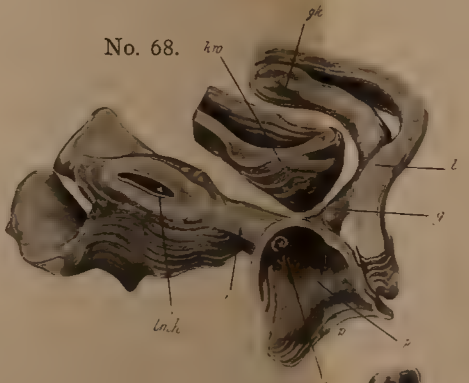
No. 66.



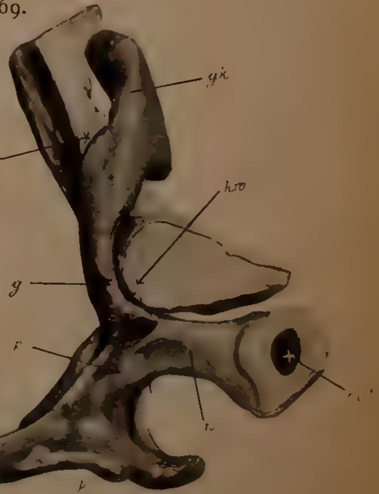
No. 67.


h
n
ma
mh
l
c
y
n
m'
mh

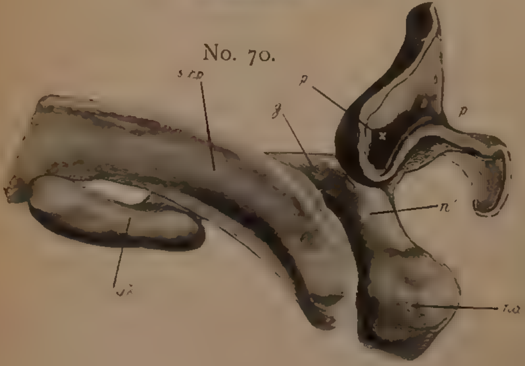
No. 68.


gk
kw
l
y
lnh
p
p
tc

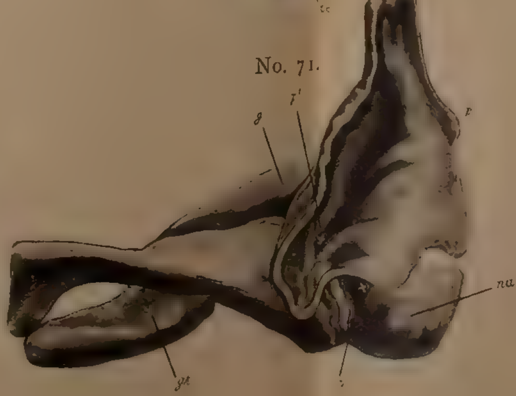
No. 69.


gk
schp
kw
g
r
n
p

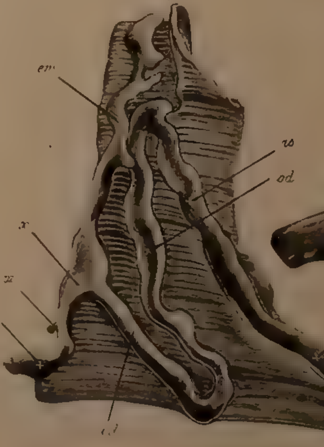
No. 70.



No. 71.



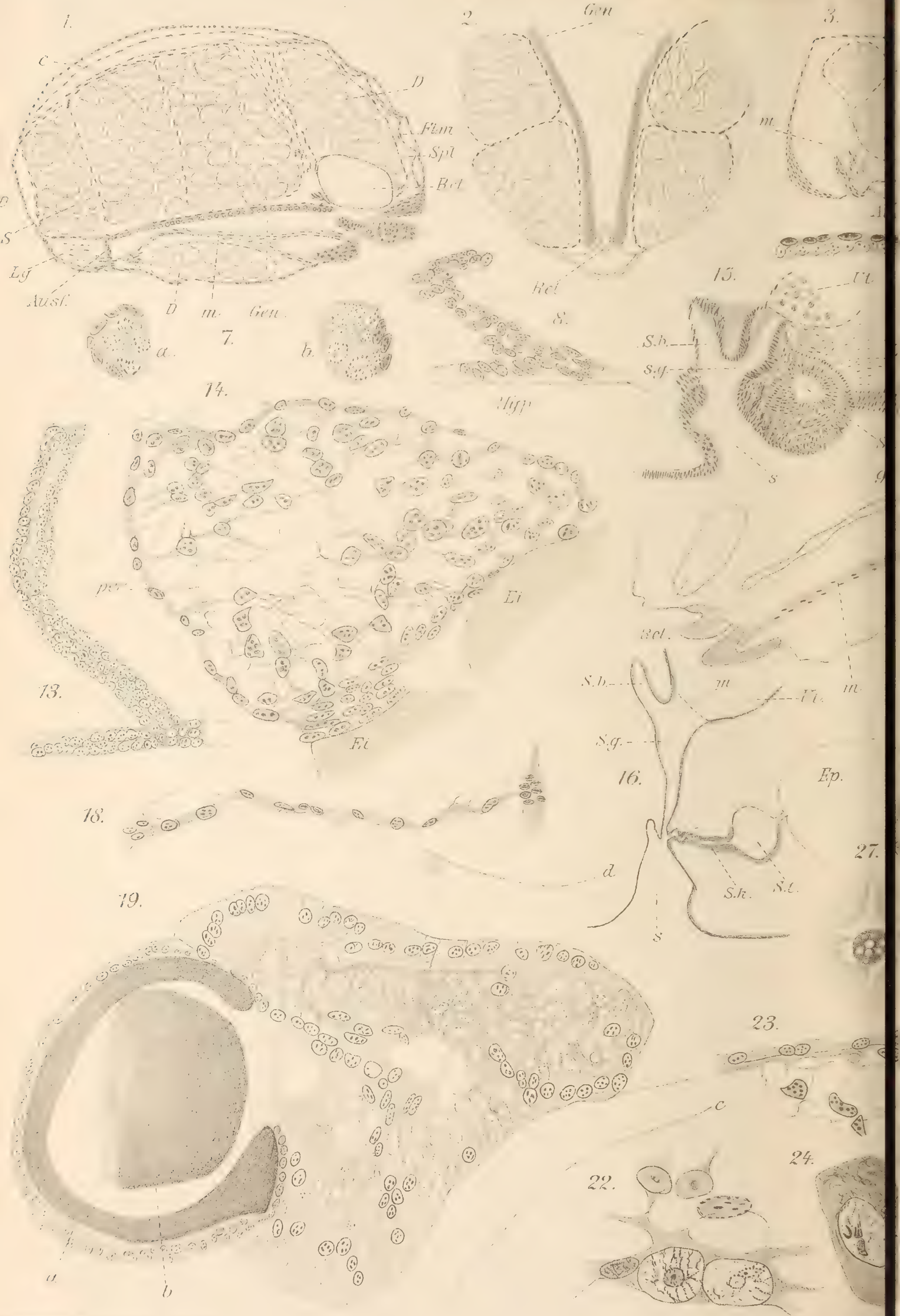
No. 72.



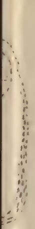
Otto del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

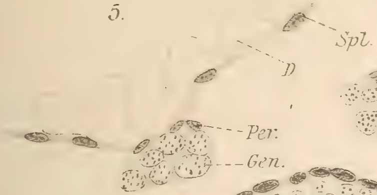
Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.


1.
c
D
Flm
Spl
Bel
D
S
Lg
Ausf.
D
m
Gen
2.
Gen
Rel
3.
m
7.
a.
b.
8.
Hyp
15.
Vt
S.b.
s.g.
s
9
14.
per
Ei
Ei
13.
Bel.
S.b.
m
Vt.
m
S.g.
16.
Ep.
18.
d.
S.k.
S.t.
s
27.
19.
a
b
c
23.
22.
24.

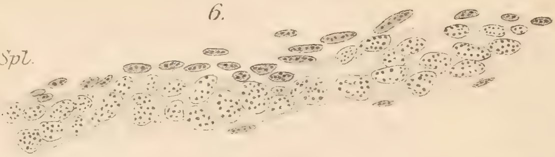
Verlag v. Wilhel



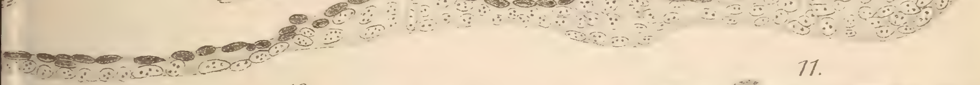
5.


Spl.
D
Per.
Gen.

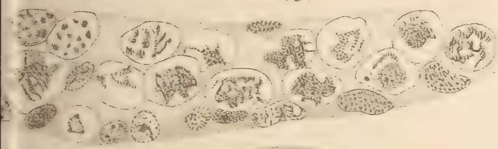
6.



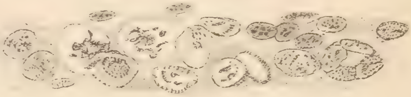
4.



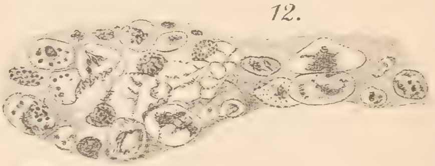
10.



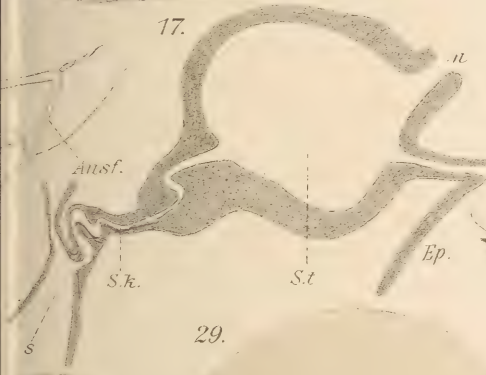
11.



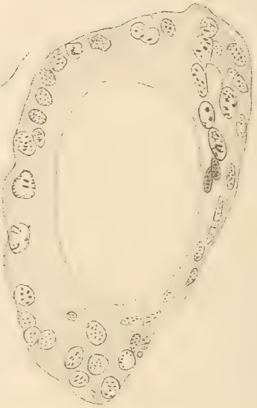
12.



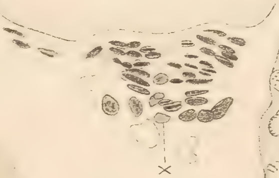
17.

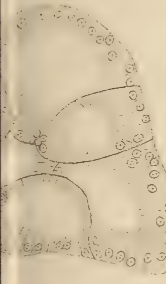

n
Ansf.
m
Ep.
S.k.
S.t
s

20.

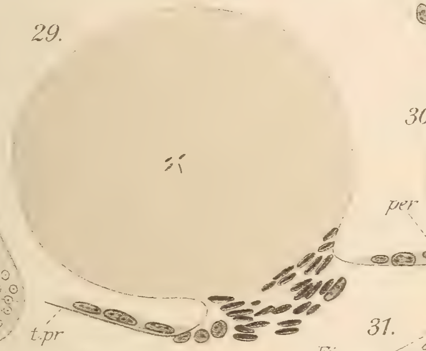


33.



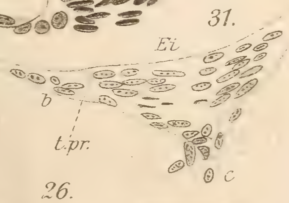


29.

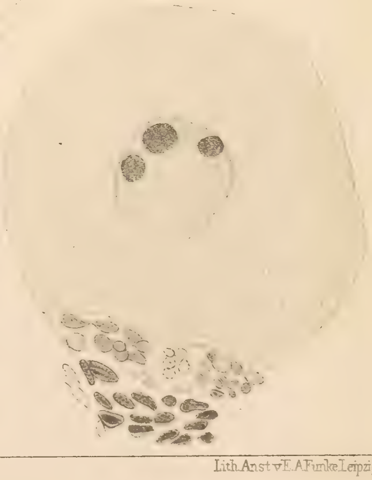


30.

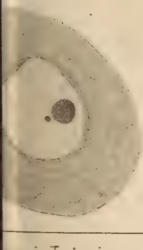
31.



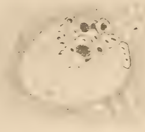
32.



26.



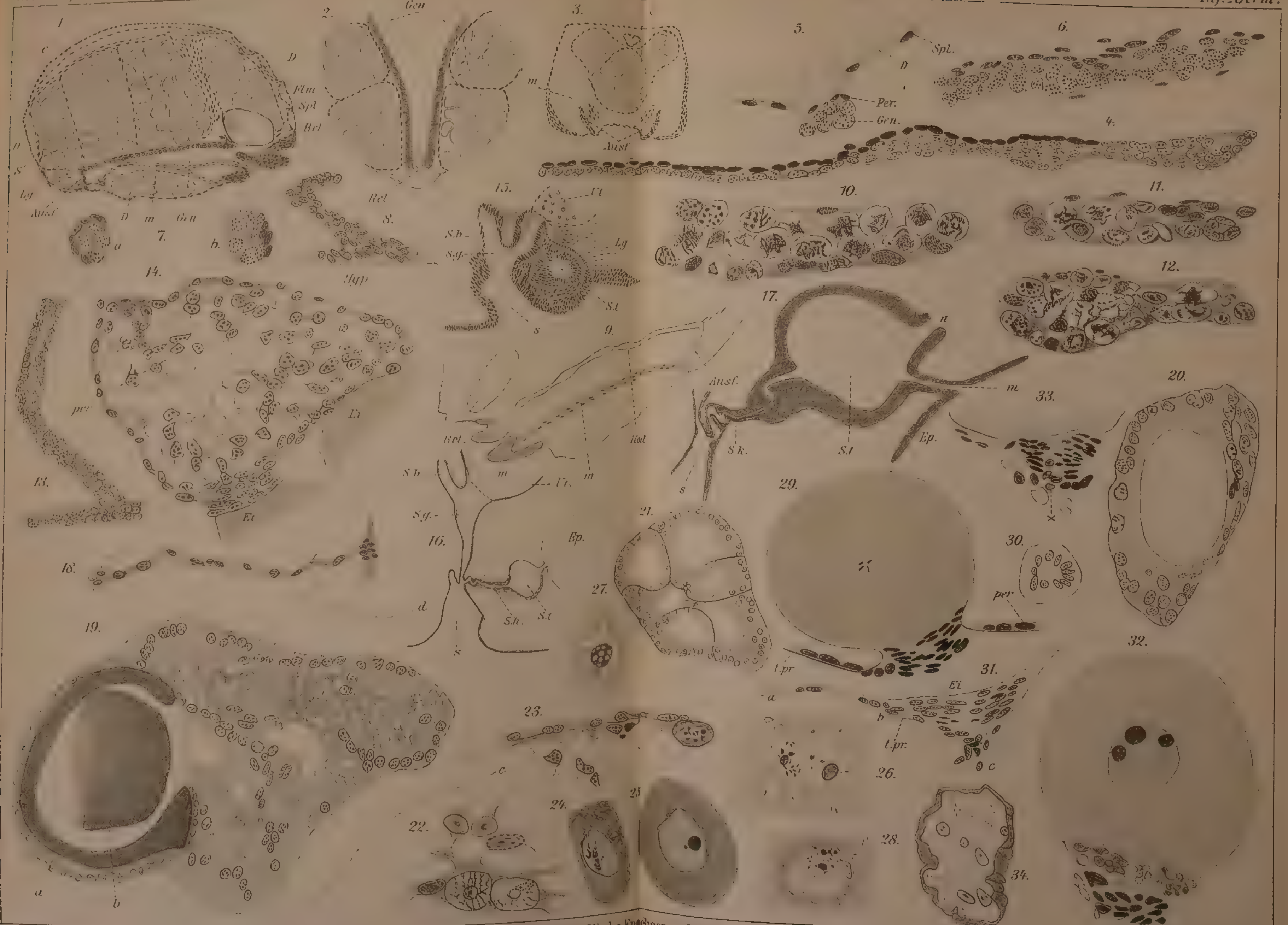
28.



34.

nn in Leipzig.

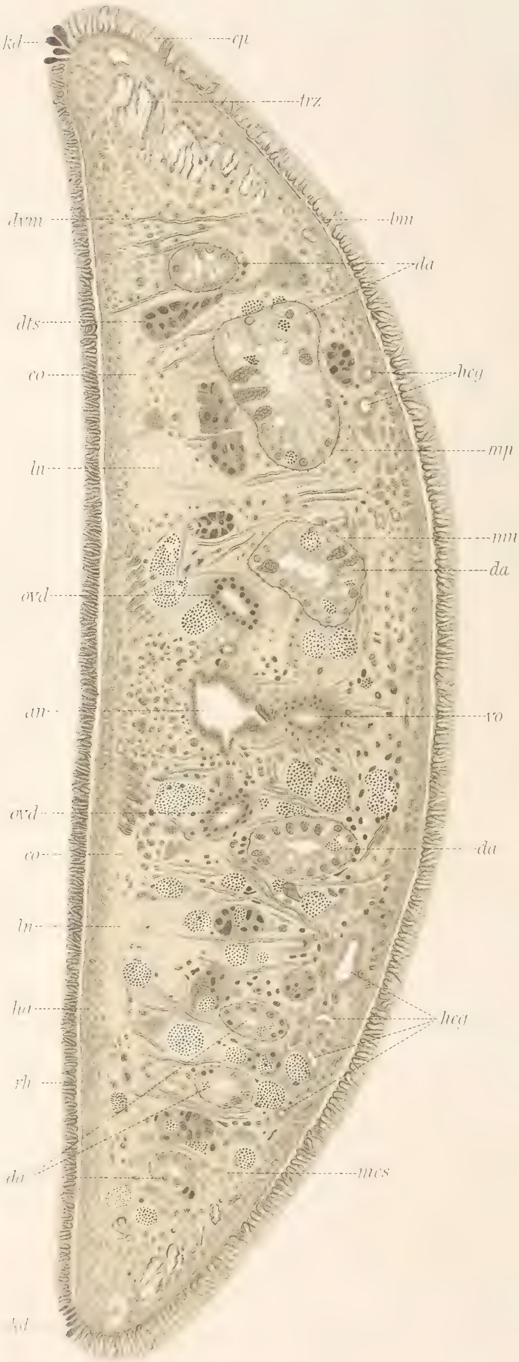
Lith. Anst v E. A. Funke Leipzig


1.
c
D
Flm
Spl
Rcl
D
S
Lg
Ausf
D
m
Gen
2.
Gen
Rcl
3.
m
Ausf
5.
Spl.
D
Per.
Gen.
6.
4.
7.
a
b.
8.
Hyp
13.
Ut
S.b
S.g.
Lg
S.t
s
10.
11.
12.
14.
per
Ei
Ei
13.
9.
Ausf.
Rcl.
Hal
m
m
S.b
m
Ut.
S.g.
16.
Ep.
d.
s
S.k.
S.t
17.
n
m
Ep.
S.k.
S.t
s
20.
33.
×
29.
21.
27.
30.
per
t.pr
18.
19.
a
b
23.
c
22.
24.
25
26.
a
b
Ei
31.
t.pr.
c
28.
34.
32.

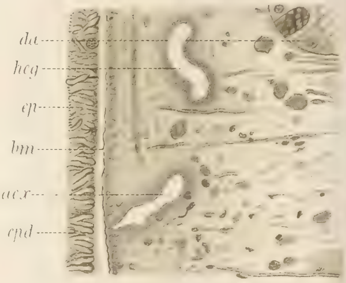
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

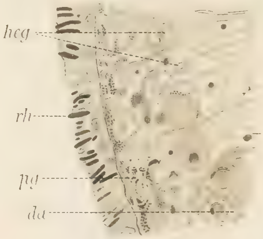
1


kd
ep
trz
dvm
bm
da
dts
co
heg
mp
ln
mm
da
ovd
an
vo
ovd
co
da
ln
lm
heg
rh
da
mes
kd

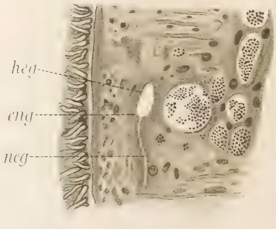
2


da
heg
ep
bm
aex
epd

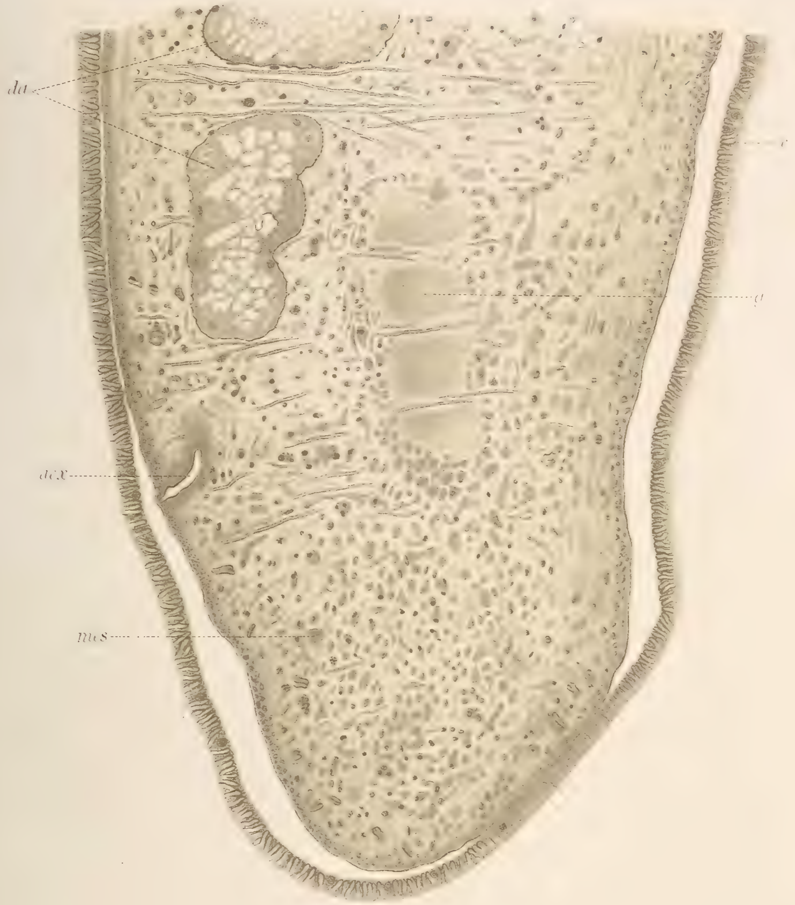
3


heg
rh
pg
da

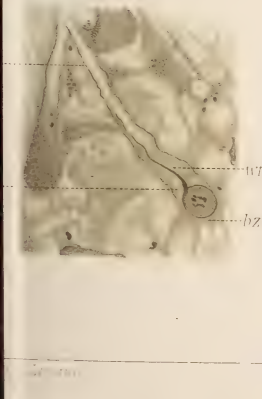
4


heg
eng
neg

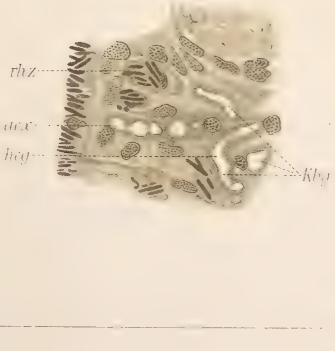
5


da
e
g
dcx
mes

6

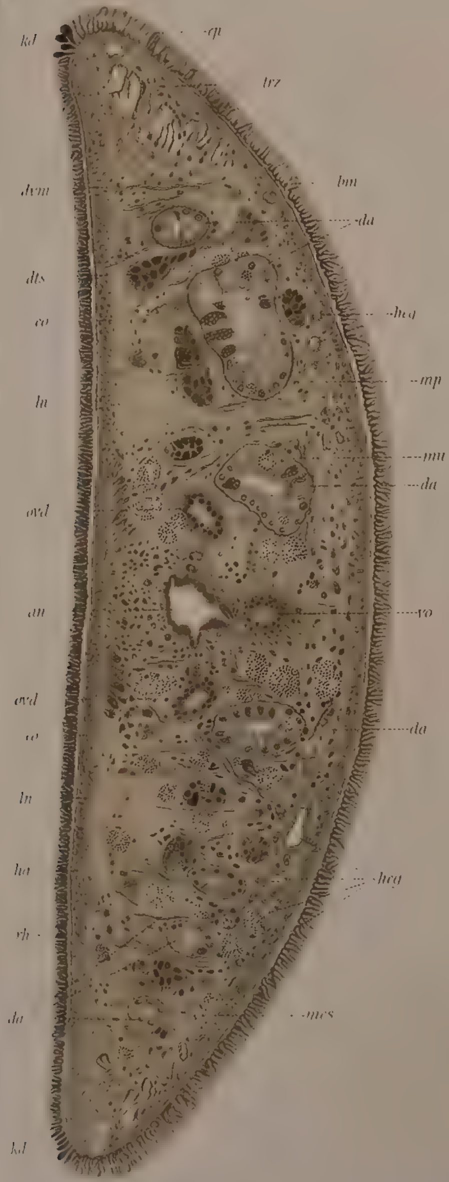


7

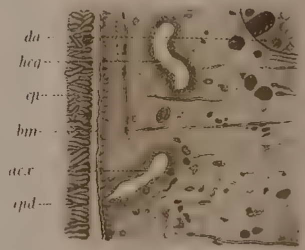

rhz
dcx
hcg
Khg

8

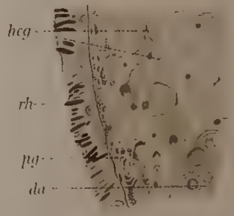
1


kd
ep
trz
dvm
bm
da
dts
heg
co
mp
lu
mu
da
ovd
au
vo
ovd
co
da
lu
ha
heg
rh
da
mes
kd

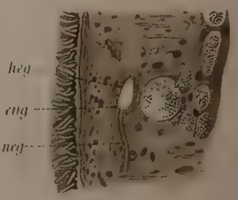
2


da
heg
ep
bm
aex
epd

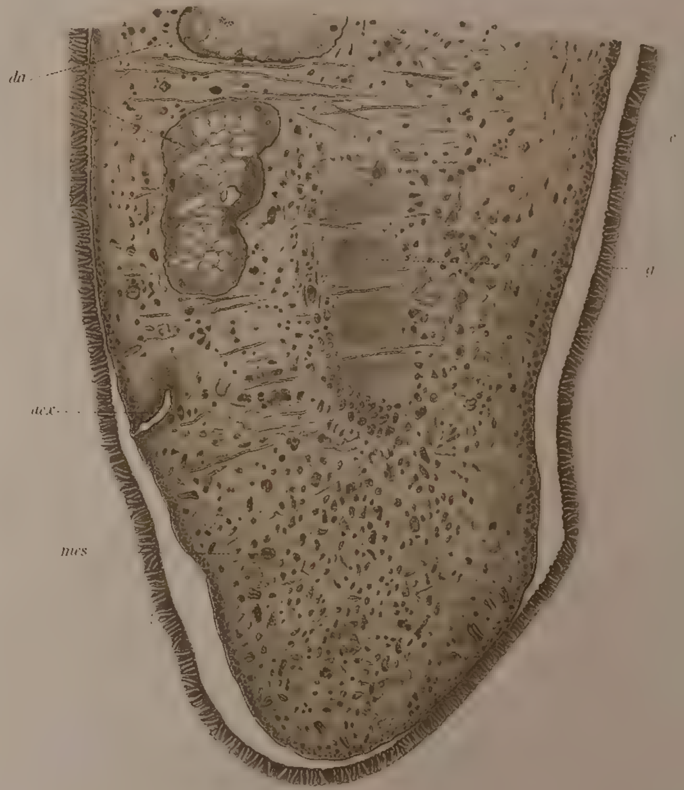
3


heg
rh
pg
da

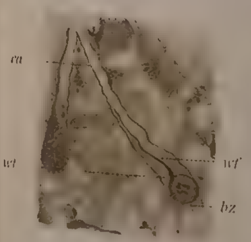
4


heg
eng
neg

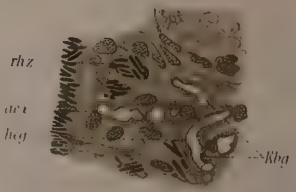
5


da
e
g
aex
mes

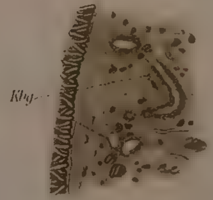
6


ca
wt
wf
bz

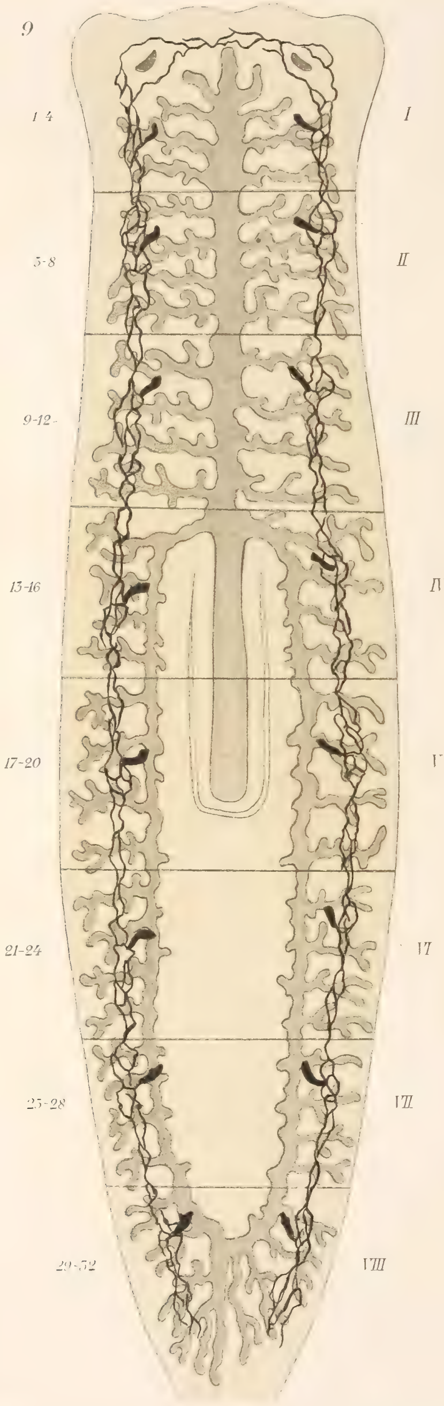
7


rhz
aex
heg
Kbg

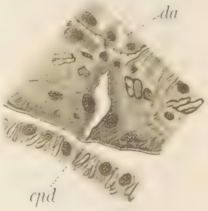
8


Kbg

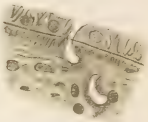
9


1-4
I
5-8
II
9-12
III
13-16
IV
17-20
V
21-24
VI
25-28
VII
29-32
VIII

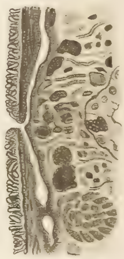
10


da
cpd

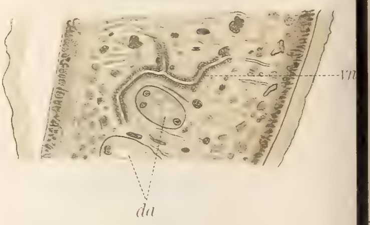
14



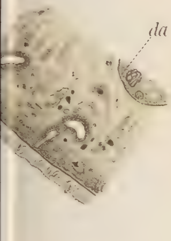
18



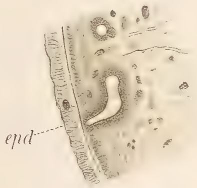
20


vn
da

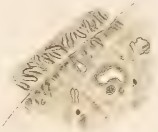
11



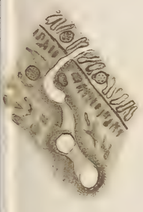
12



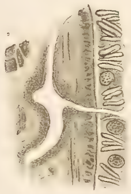
13



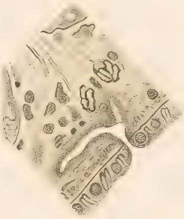
15



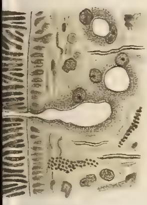
16



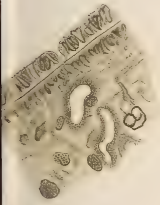
17



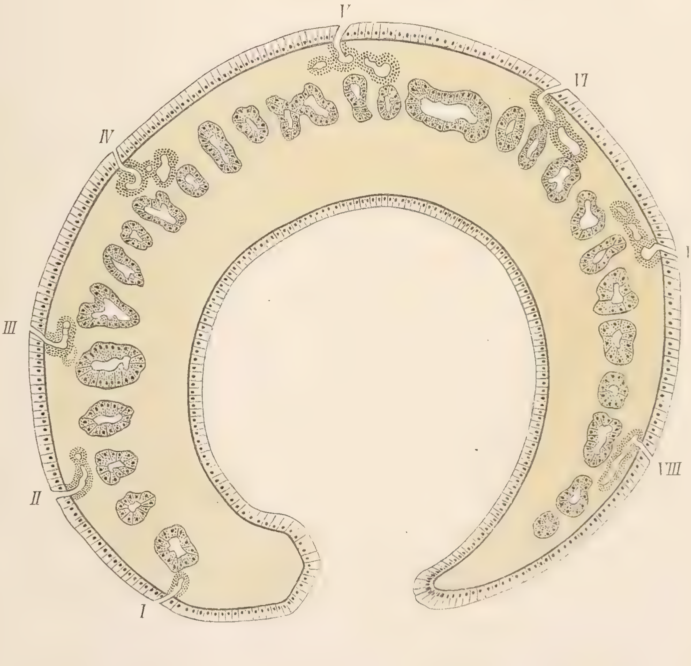
19



21

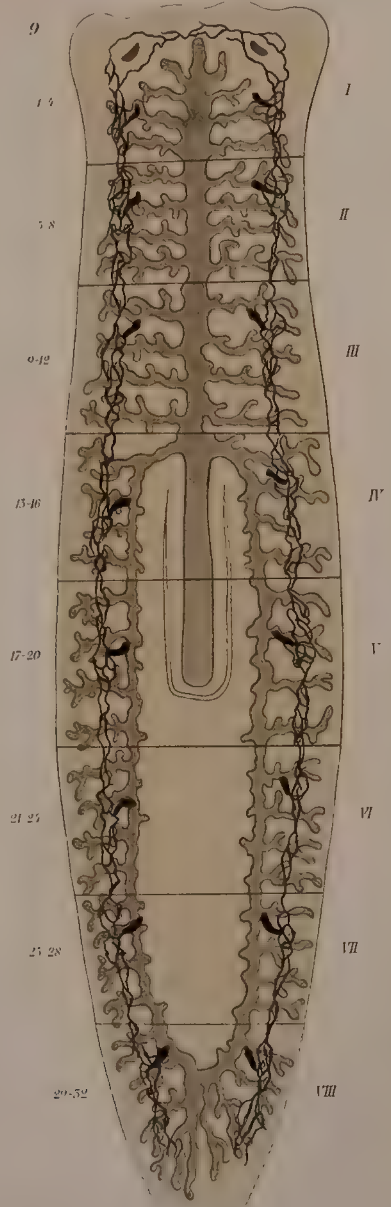


22


I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII

onn, Leipzig.

9

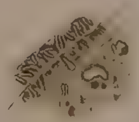

1-4
5-8
9-12
13-16
17-20
21-24
25-28
29-32
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII

10

11

12

13



14

15

16

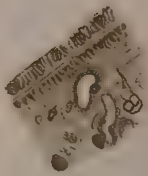
17

18

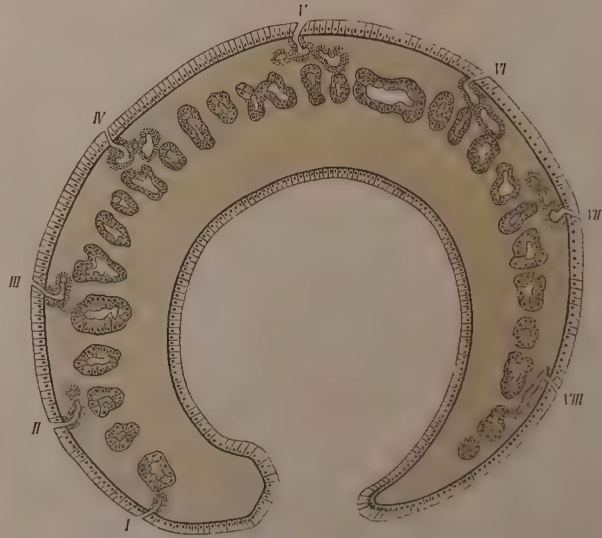
19

20

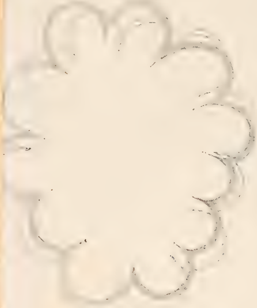
21

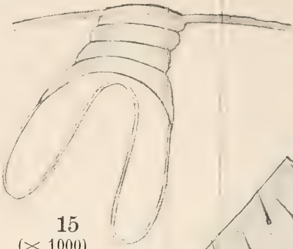


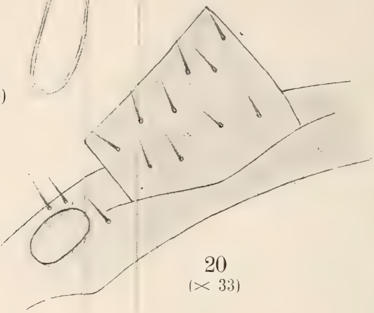
22

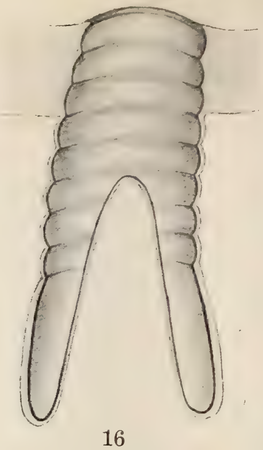

I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII

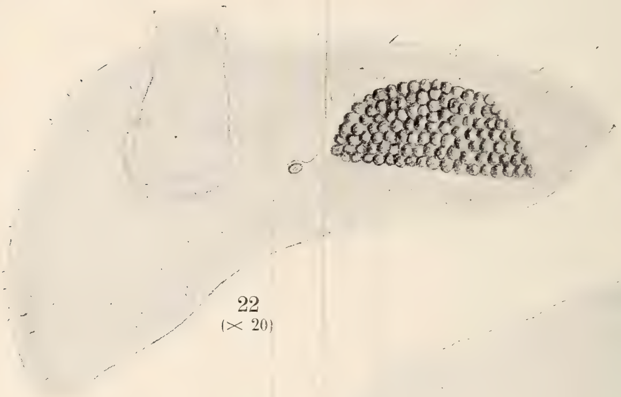
Taf. XXXI

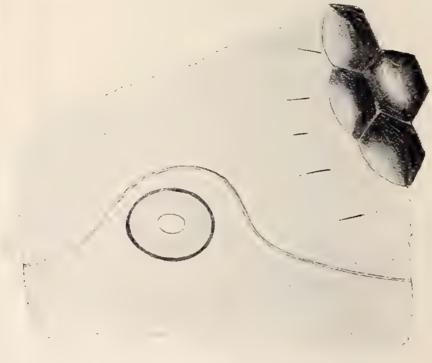

14 (× 1000)

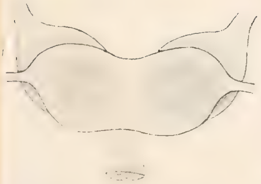

15
(× 1000)

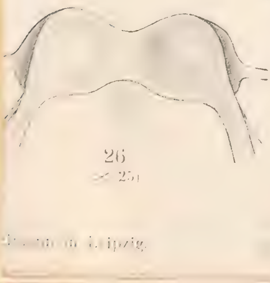

20
(× 33)

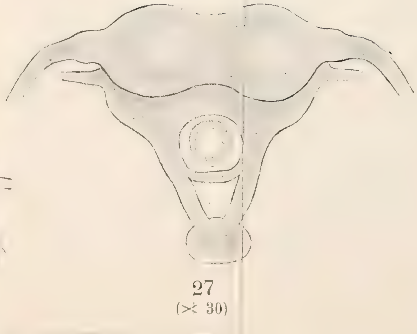

16
(× 900)

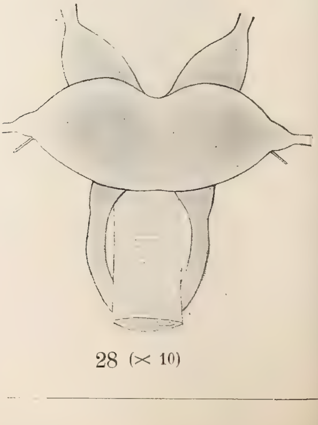

22
(× 20)


23 (× 267)

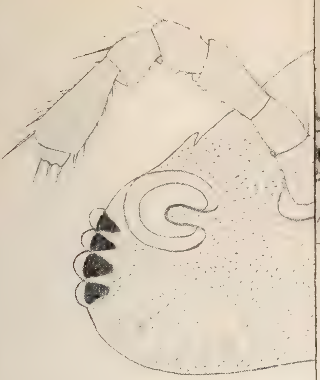

24
(× 35)

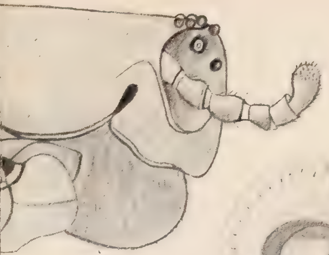

26
(× 25)

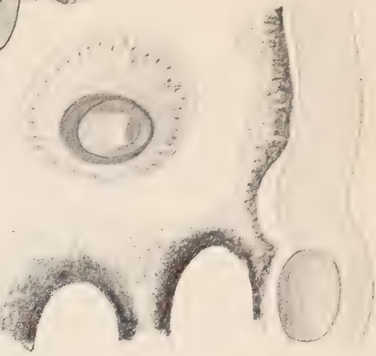

27
(× 30)


28 (× 10)

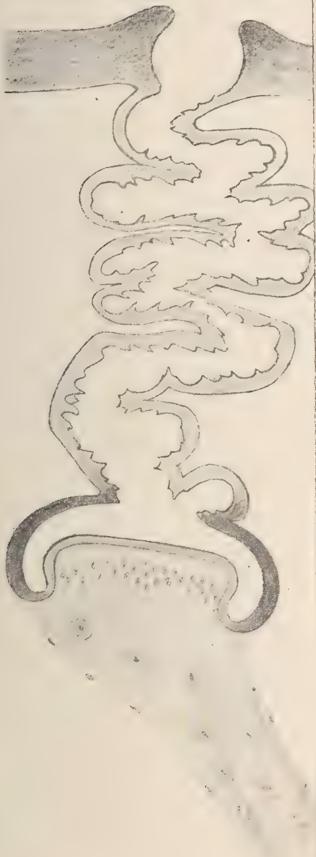
in Leipzig.



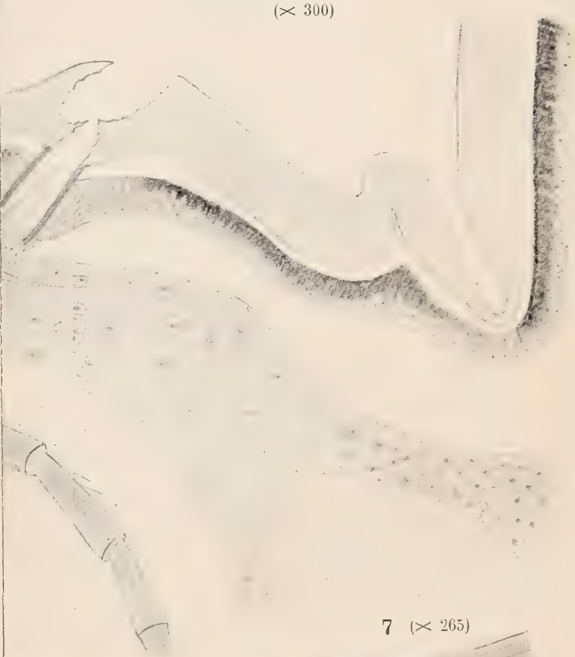




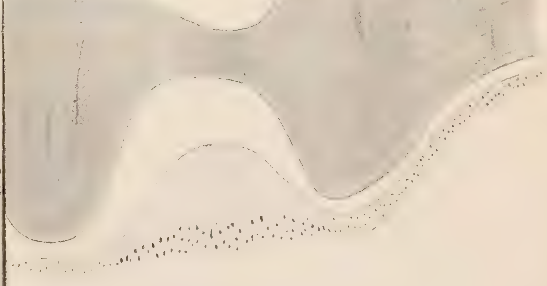
8
(× 300)



5
(× 2

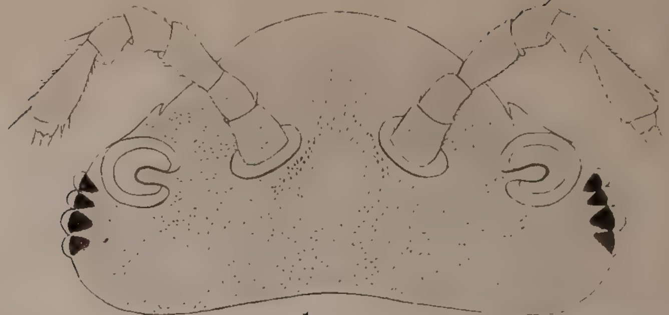


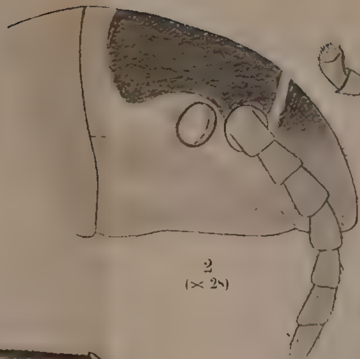
7 (× 265)

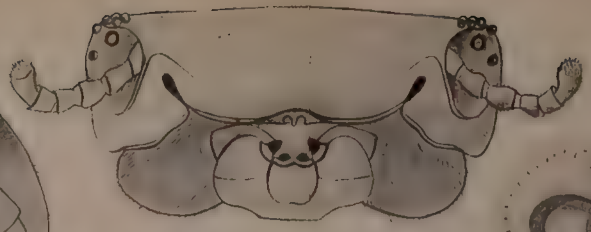


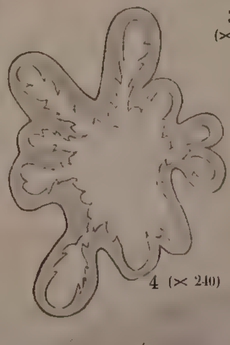
11 (× 90)

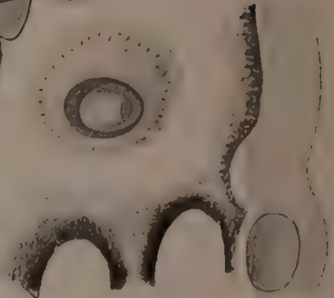
C. Hennings gez.

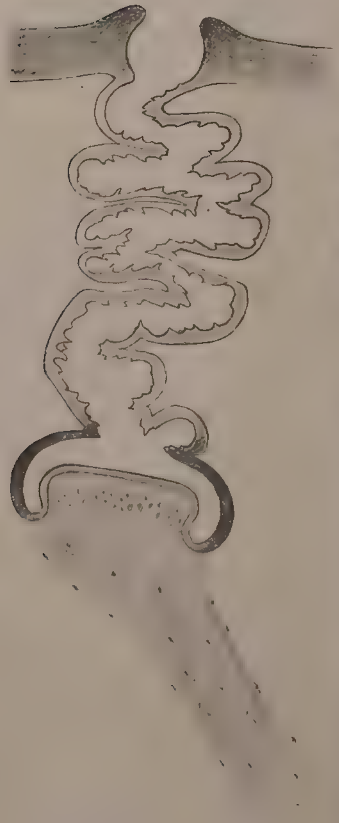

1
(× 50)

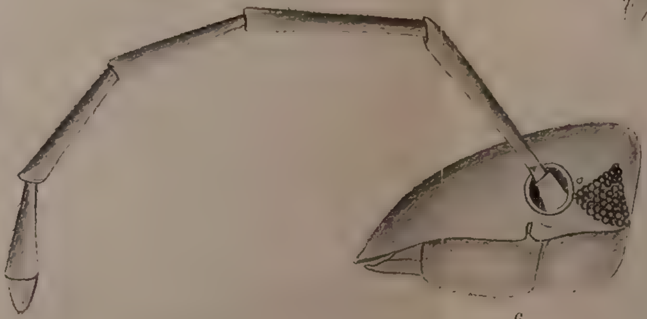

2
(× 28)

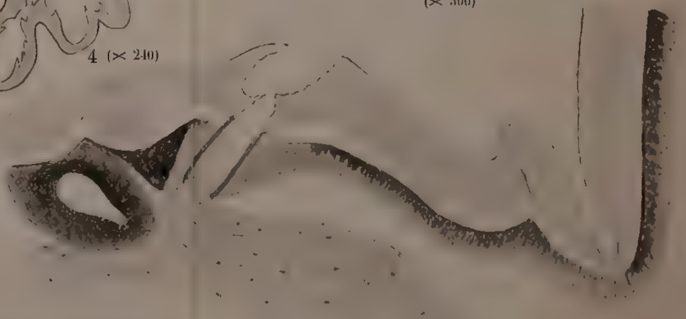

3
(× 6)

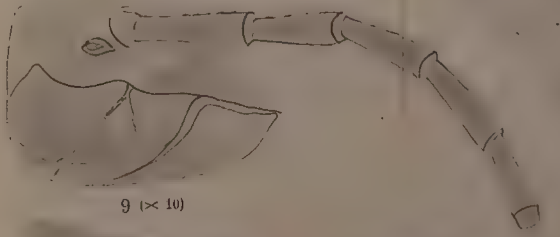

4 (× 240)

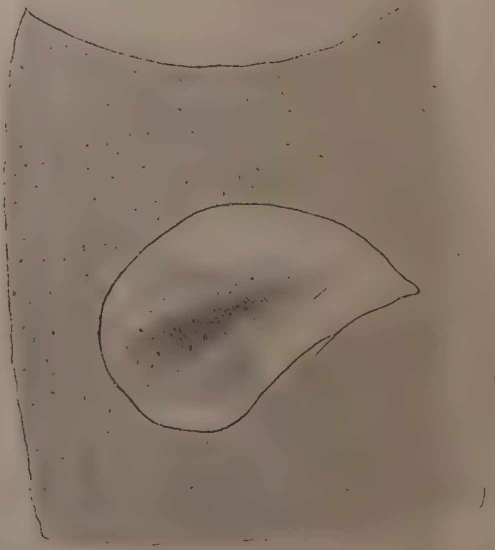

8
(× 300)

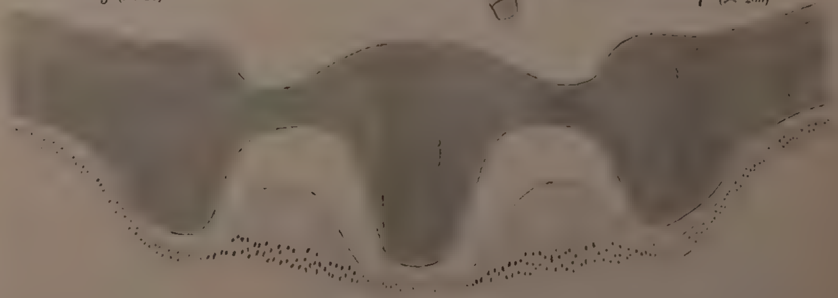

5
(× 200)


6
(× 15)


7 (× 265)

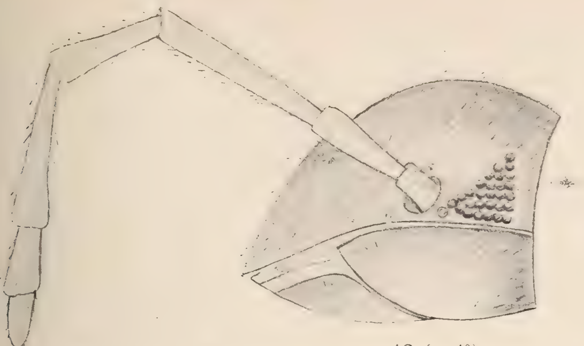

9 (× 10)


10
(× 70)

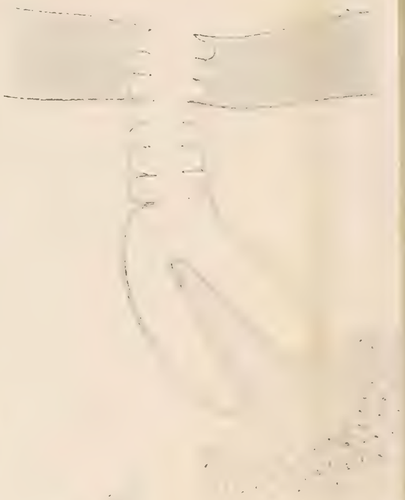

11 (× 90)

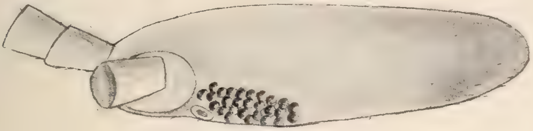
C. Hennings gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

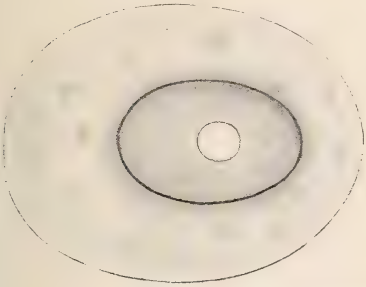


12 (× 40)

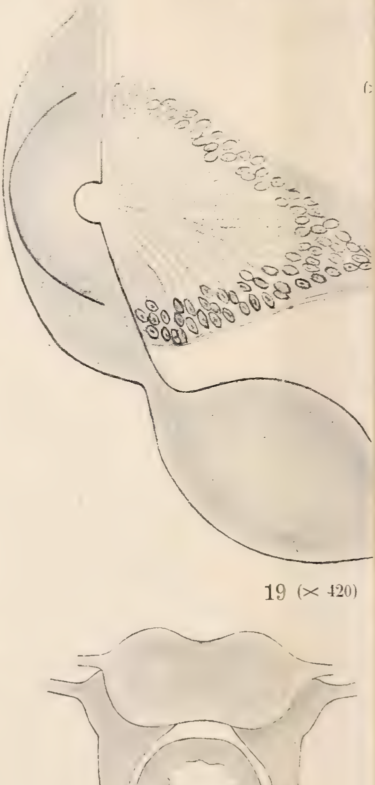




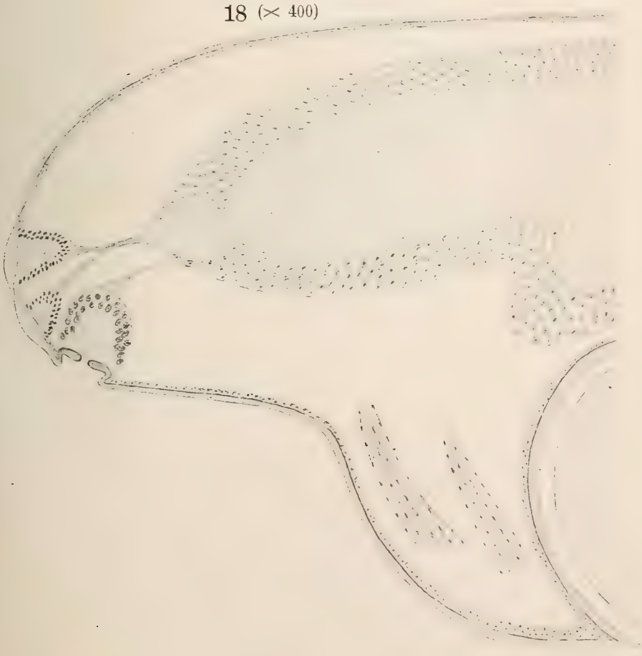
17 (× 30)



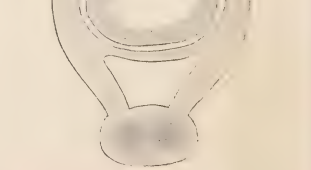
18 (× 400)



19 (× 420)



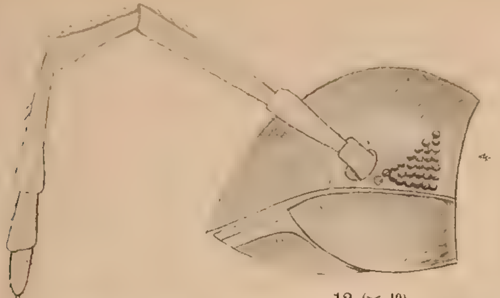
21
(× 198)



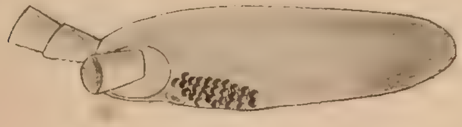
25
(× 25)

C. Hennings gez.

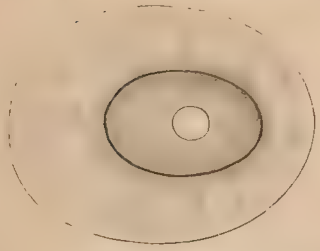
Verlag von Wilhel



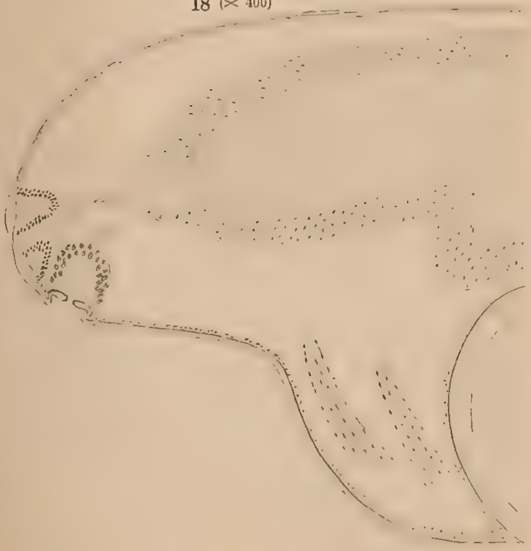
12 (× 10)



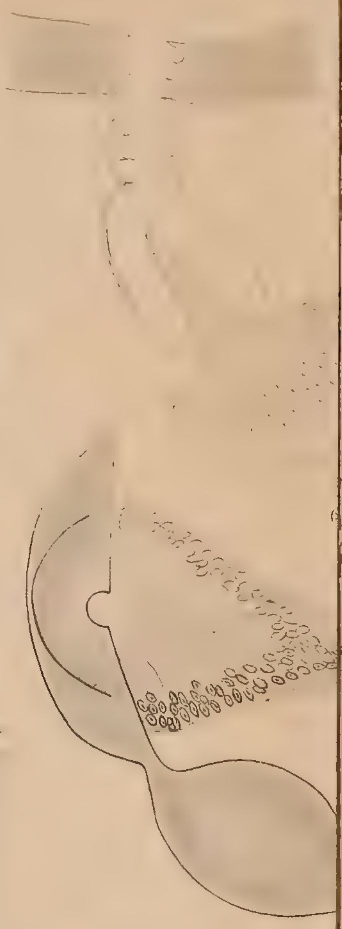
17 (× 30)



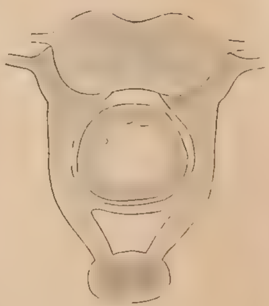
18 (× 400)



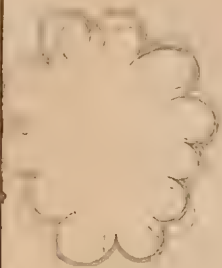
21 (× 198)



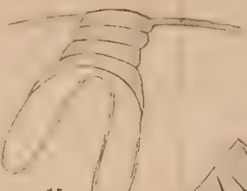
19 (× 420)



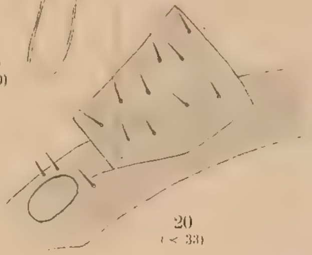
25 (× 25)



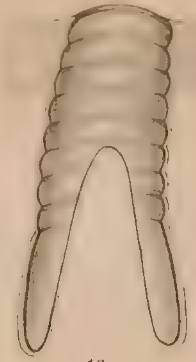
14 (× 1000)



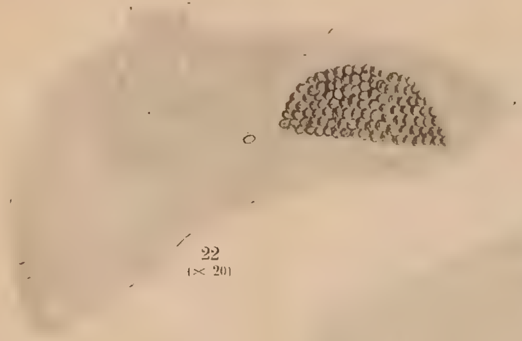
15 (× 1000)



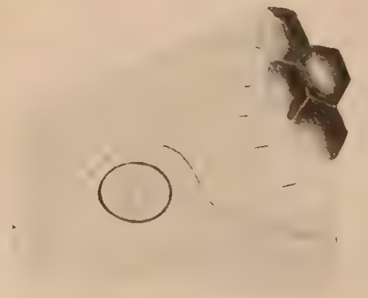
20 (× 33)



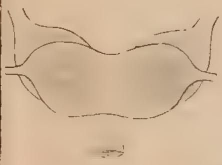
16 (× 900)



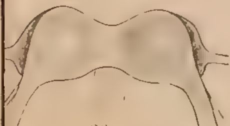
22 (× 20)



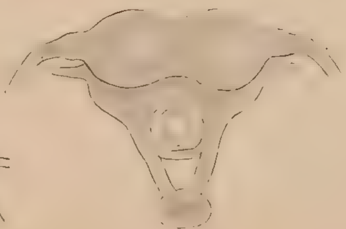
23 (× 267)



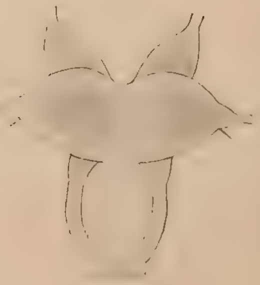
24 (× 35)



26 (× 25)



27 (× 30)



28 (× 10)

C. Hennings gez.

Verlag von Wilhel lmann in Leipzig.

91[illegible]

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6269